ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

6

ИЮНЬ

„Н А У К А"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 581.19 : 581.557 : 582.29
© 1991 г.

Е. А. Вайнштейн

РОЛЬ ЛИШАЙНИКОВЫХ ВЕЩЕСТВ В СИМБИОЗЕ

E. A. VAINSHTEIN. THE ROLE OF LICHEN SUBSTANCES IN SYMBIOSIS

Рассмотрены данные о влиянии специфических лишайниковых веществ на рост и деление клеток водорослей, на их фотосинтез и проницаемость. Постулирована регуляторная роль этих соединений в отношениях между грибным и водорослевым компонентами лишайникового симбиоза.

Лишайники — наиболее выдающийся пример симбиоза между автотрофным и гетеротрофным организмами — давно уже привлекают пристальное внимание ученых, особенно в связи с тем, что они оказались чрезвычайно удобны для изучения некоторых общих проблем симбиоза. Симбиоз здесь понимается в широком смысле, согласно первоначальному определению A. De Bary (1879), как совместное существование двух различных организмов. De Bary при этом четко различал 2 класса симбиоза: паразитический и мутуалистический, тогда как в наше время слишком часто многие, особенно ботаники, под симбиозом понимают только мутуалистический симбиоз. Природа каждого симбиоза может изменяться при изменении условий окружающей среды, и взаимосвязь, которая начиналась как мутуалистическая, может становиться паразитической и наоборот. Так, например, взаимоотношения в лишайниках можно рассматривать одновременно как паразитические и как мутуалистические, что само по себе является интересным противоречием.

Основная эволюционная проблема любой симбиотической ассоциации состоит в том, чтобы при различных стрессовых условиях окружающей среды реагировать как единое целое. Такая реакция требует определенной степени взаимодействия партнеров по симбиозу, основой которого являются механизмы, гарантирующие его стабильность. Механизмы эти, однако, у лишайников, как и у большинства других симбиотических ассоциаций, изучены крайне слабо.

В этом плане особый интерес представляют специфические соединения лишайников, образующиеся исключительно в условиях симбиоза, роль которых до настоящего времени не ясна. Вторичные соединения лишайников, так называемые «лишайниковые вещества», известны уже более 100 лет, и в течение всего этого времени накапливалась информация об их структуре, свойствах, биосинтезе, которая обобщена в ряде обзоров и сводок (Asahina, Shibata, 1954; Culberson, 1969, 1970; Huneck, 1973; Culberson et al., 1977; Вайнштейн, 1982). К настоящему времени обнаружено около 500 таких веществ вторичного происхождения, из которых примерно 150 веществ присущи только лишайникам. Эти последние вещества относятся к группе ароматических эфиров и включают в себя депсиды, депсидоны, дибензофураны и группу усниновых кислот. Установлено, что лишайниковые вещества синтезируются в грибном компоненте (микобионте), но при обязательном участии водорослевого партнера (фотобионта).[1] C. Culberson и V. Ahmadjian (1980) предположили, что роль лишайниковых водорослей состоит не только и даже не столько в том, что они снабжают гриб необходимыми для биосинтеза продуктами, сколько в том, что они поставляют ингибитор грибных декарбоксилазных ферментов и, таким образом, препятствуют накоплению свойственных грибам продуктов — хинонов и фенолов — в талломе. Такие продукты были бы, вероятно, токсичны для водорослевых клеток, взамен них из предшественников фенольных кислот синтезируются и накапливаются ароматические вторичные метаболиты — депсиды, депсидоны и другие характерные для лишайников вещества. Хотя строение большинства лишайниковых веществ расшифровано, до сих пор мы еще мало знаем об их биологической роли, о том, каковы функции их в лишайниках. Большинство исследователей считают, что у лишайниковых веществ есть определенные функции, поскольку трудно вообразить, как иначе могли возникнуть механизмы, дающие в результате такой широкий набор энергетически емких соединений у столь огромного числа организмов со скудным энергетическим балансом, каковыми являются лишайники. Если бы эти вещества не имели адаптивного значения, их относительно высокая энергетическая стоимость привела бы к их исчезновению в ходе эволюции. Совершенно очевидно, что произошло как раз обратное. У наиболее эволюционно продвинутых лишайников выше всего разнообразие этих соединений, и отсюда логично сделать вывод, что возникновение таких веществ представляет решение ряда проблем, специфических для лишайников.

Гипотезы, касающиеся биологической роли лишайниковых веществ, подробно обсуждены в ряде обзоров (Rundel, 1978; Lawrey, 1984, 1986; Равинская, 1984), однако, практически вне поля зрения авторов остался вопрос о функциональной роли этих соединений в самом лишайниковом талломе. Это вполне понятно, так как экспериментальных данных сравнительно немного и они весьма фрагментарны.

В данном обзоре сделана попытка, опираясь на имеющиеся литературные данные и на собственные экспериментальные исследования, показать возможные функции специфических вторичных соединений в лишайниковом симбиозе.

У лишайников, как и у других симбиотических ассоциаций, отмечается превосходная сбалансированность роста, особенно если принять во внимание, что они живут намного дольше, чем любые другие ассоциации: например, листоватые виды *Peltigera* живут 15—80 лет (Hale, 1974), а продолжительность жизни некоторых накипных видов лишайников, как указывает А. Н. Окснер (1974), исчисляется многими десятками, сотнями и даже тысячами лет. Любая долгоживущая ассоциация, такая как лишайники, должна выработать механизмы, обеспечивающие ее выживание. Ни один из партнеров в лишайнике не в состоянии извлечь пользу из быстрого неконтролируемого роста или из полного подавления своего партнера, поскольку это ведет к перерастанию одного из них и в конечном счете к потере лишайниковой структуры. Известно, например, что симбиотические лишайниковые водоросли отличаются удивительно низкой интенсивностью синтеза полисахаридов и белков и замедленным клеточным делением, но в несимбиотическом состоянии в культуре они ведут себя как нормальные зеленые водоросли (Feige, 1978). Отсюда следует, что для поддержания равномерной толщины водорослевого слоя, наблюдаемой внутри листоватого или кустистого таллома, микобионту, который отличается медленным ростом, необходим механизм контроля скорости деления клеток своего партнера-фотобионта.

---

[1] Поскольку в настоящее время большинство ученых рассматривают синезеленые водоросли как цианобактерии, в литературе вместо ранее применяемого термина «фикобионт» используют термин «фотобионт». В данном тексте обозначения «водорослевый партнер», «водорослевый слой» и т. п. относятся только к лишайникам с зеленым фотобионтом, для которых характерно образование специфических лишайниковых веществ. Для лишайников с цианобактериями такие вещества не зарегистрированы.

Мы предположили, что в лишайниках в осуществлении контролирующих функций со стороны грибного партнера участвуют специфические лишайниковые вещества, которые являются продуктом его биосинтеза. Основанием для такого предположения послужили как литературные данные, так и наши собственные исследования, показавшие, что многие из этих веществ обладают выраженной антибиотической активностью и способны тормозить рост высших растений, грибов и микроорганизмов (Follmann, 1965; Pyatt, 1967; Rondon, 1968; Huneck, Schreiber, 1972; Вайнштейн, Толпышева, 1975; Толпышева, 1980; Паринкина, Пийн, 1984).

Опыты, выполненные с симбиотическими и свободноживущими водорослями, показали, что некоторые лишайниковые вещества, например, усниновая и физодовая кислоты, тормозят деление клеток водорослей, при этом особенно чувствительной оказалась свободноживущая *Chlorella* (Kinraide, Ahmadjian, 1970; Schimmer, Lehner, 1973; Равинская, Вайнштейн, 1976; Вайнштейн, Тахтаджян, 1981; Вайнштейн, 1988). Торможение деления сопровождается, как правило, накоплением биомассы и укрупнением водорослевых клеток, размеры и удельный вес которых увеличиваются в среднем в 1.5—2 раза. Другие лишайниковые вещества, например, лихестериновая и фумарпротоцетраровая кислоты, повышают как абсолютную скорость роста, так и относительный или процентный рост (Вайнштейн, 1988). Несомненно, внутри таллома водорослевый компонент лишайника подвергается одновременному действию целого комплекса лишайниковых веществ, поэтому их суммарный эффект может отличаться от действия того или иного отдельно взятого вещества. Действительно, как было показано в опытах, выполненных методом математического планирования по матрице полного факторного эксперимента, между лишайниковыми веществами имеются взаимодействия, которые обязательно нужно учитывать при оценке их функций в лишайниках (Вайнштейн, 1988).

Многие авторы отрицали возможность участия специфических лишайниковых веществ в активном метаболизме, ссылаясь на то, что растворимость большинства из них в воде крайне мала. Это достаточно серьезное возражение. Учитывая, что после поступления в таллом лишайника вода превращается в раствор, насыщенный и минеральными, и органическими соединениями, в котором растворимость веществ может быть иной, мы проанализировали состав полученных нами водных лишайниковых вытяжек и установили, что в такие экстракты переходят все лишайниковые вещества, имеющиеся в исходном материале. Количественный анализ показал, что концентрация их в этих водных экстрактах, хотя и ниже примерно на 2 порядка, чем в исходных лишайниках, но все же значительно (в 3—4 раза) превышает величину их растворимости в воде и, следовательно, количество их вполне достаточно для проявления действия. Этим также можно объяснить более сильное воздействие экстрактов по сравнению с водными растворами чистых лишайников веществ (Вайнштейн, Толпышева, 1975).

Таким образом, полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что ряд специфических лишайниковых веществ (депсиды, депсидоны, усниновые кислоты) активно влияют на водоросли, причем это влияние проявляется при довольно низких концентрациях. Хотя эти лишайниковые вещества чаще всего обладают сильной антибиотической активностью, симбиотические водоросли достаточно устойчивы к ним: даже в тех случаях, когда деление клеток существенно тормозится, рост их продолжается, о чем говорит накопление биомассы. Особый интерес представляет тот факт, что среди лишайниковых веществ встречаются как ингибиторы, так и стимуляторы ростовых процессов (Huneck, Schreiber, 1972; Вайнштейн, 1988). Принимая во внимание наличие взаимодействий, мы пришли к выводу, что эти специфические вторичные соединения способны регулировать водорослевую популяцию в лишайниках, поддерживая таким путем подвижный баланс роста между симбионтами и, следовательно, стабильность лишайникового симбиоза.

Основные физиологические процессы лишайникового симбиоза связаны с переносом метаболитов между симбионтами. Ясно, что для гетеротрофного гриба источником органического питания является именно автотрофный фотобионт. Фактические доказательства этого были получены лишь в 60-х годах главным образом в работах школы D. Smith (Smith, Drew, 1965; Richardson, Smith, 1968; Smith, 1969). Однако передвижение органического углерода от фотобионта к грибу, которое, как было установлено, в лишайнике довольно существенно, прекращается, лишь только фотобионт разъединяют с грибом. Центральным остается вопрос: почему существование в симбиозе вызывает усиленный отток из фотобионта, причем в форме одного транспортного углевода? Пока на него нет удовлетворительного ответа.

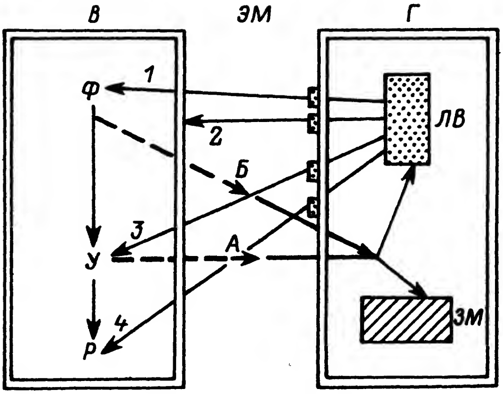
Известно, что во многих изученных до сих пор ассоциациях водорослей с беспозвоночными для индуцирования массового оттока фиксированного углерода из симбиотической водоросли необходимо присутствие какого-то пока не идентифицированного «фактора» из тканей гетеротрофа. Первые попытки обнаружить подобные факторы, используя измельченный лишайник или лишайниковые экстракты, не увенчались успехом (Green, 1970; Smith, 1980). Тем не менее, исходя из предположения, что у лишайников роль таких факторов могут играть специфические фенольные соединения, мы сочли необходимым прежде всего исследовать влияние этих соединений на фотосинтез, поскольку именно от фотосинтеза зависит поступление ассимилированного углерода для всей ассоциации. У ряда водорослей — симбионтов беспозвоночных при симбиозе с животными отмечена более высокая интенсивность фотосинтеза, чем в свободноживущем состоянии (Kremer, 1980). W. T. B. Kinraide, V. Ahmadjian (1970) сообщили о подавлении усниновой кислотой фотосинтеза культивируемых водорослей *Trebouxia* из двух видов лишайников. Однако проведенные нами детальные исследования действия и усниновой кислоты, и других лишайниковых веществ как на лишайниковые, так и на свободноживущие водоросли показали, что и эти вещества, и экстракты из лишайников не подавляют, а значительно, в 1.5—2 раза, усиливают фотосинтез (Вайнштейн, Тахтаджян, 1981; Вайнштейн, 1988). Стимуляция фотосинтеза, как правило, сопровождалась снижением включения метки в этанолнерастворимые структурные компоненты клетки (полисахариды, белки, липиды и др.) и одновременным угнетением роста. В то же время лишайниковые вещества оказывали на водоросли действие, аналогичное действию грибного партнера в симбиозе — они резко, в 2—3 раза, увеличивали отток меченых ассимилятов из клеток в среду (Vainstein, 1986). Следовательно, можно считать, что эти соединения — продукты грибного метаболизма — способны выполнять роль «факторов», индуцирующих отток ассимилятов из симбиотических лишайниковых водорослей.

Вопрос об оттоке ассимилятов из клетки непосредственно связан с вопросом о проницаемости клеточных мембран. Еще G. Follmann (1960) отмечал, что симбиотические водоросли сразу после выделения из таллома имеют более высокую проницаемость для воды, чем культивируемые, а позже G. Follmann и V. Villagrán (1965) показали, что лишайниковые вещества и экстракты усиливают проницаемость клеток *Spirogyra, Elodea* и *Allium* для неэлектролитов. Как показали наши исследования, лишайниковые вещества влияют на проницаемость клеточных мембран избирательно, резко стимулируя выход органических веществ, необходимых грибу-симбионту, и лишь в слабой степени затрагивая ионную проницаемость, что позволяет при значительном выходе фотоассимилятов продолжать нормальное функционирование, хотя рост при этом замедляется (Вайнштейн, 1985).

К настоящему времени изучено слишком мало специфических лишайниковых веществ для широких обобщений, но в целом они напоминают хорошо известные ростовые вещества типа ауксинов, гиббереллинов, цитокининов и др.: эти относительно простые фенольные соединения, относящиеся к четырем основным типам, действуют в низких концентрациях (порядка тысячных долей процента); они влияют на разнообразные физиологические процессы; среди них имеются как стимуляторы, так и ингибиторы роста и, что особенно важно, проявляются взаимодействия. Согласно классической теории гормональной регуляции, контроль роста и развития растений обеспечивается не только различными уровнями гормонов, но и их взаимодействием. Все это приводит к мысли о том, что основой подобного механизма контроля у лишайников могут быть специфические лишайниковые вещества. Косвенным подтверждением такой возможности служат опыты S. B. Remmer и соавторов (1986), в которых они показали, что фитогормоны ИУК и кинетин влияют на рост и морфологию грибного и водорослевого компонентов лишайника и на успех лишайникового синтеза. В самом же лишайнике эти гормоны не были найдены, хотя в нем в значительных количествах образуются специфические фенольные вещества, которые, как правило, отсутствуют в его симбионтах при раздельном культивировании (Culberson, Ahmadjian, 1980). Вполне резонно предположить, что в симбиотическом организме эти специфические соединения выполняют регуляторную роль обычных фитогормонов. Не ясно, однако, каким образом это их действие осуществляется в лишайнике, поскольку до последнего времени в зоне раздела между симбионтами эти вещества не удавалось обнаружить. Лишь недавно с помощью электронной микроскопии было продемонстрировано (Ahmadjian, Jacobs, 1985; Honegger, 1986) наличие кристаллических вторичных метаболитов не только на поверхности грибных гиф, но и на всей поверхности водорослевых клеток.

С первого взгляда кажется, что существует определенное противоречие между накоплением таких веществ в кристаллической форме и в довольно больших количествах (до 1 % от сухого веса) и очень незначительными концентрациями (порядка 0.002—0.005 %), при которых проявляется их действие. Однако следует учитывать, что почти все эти вторичные соединения, как уже указывалось, чрезвычайно плохо растворимы в воде, с одной стороны, а с другой — у лишайников, которые являются пойкилогидрильными организмами, вся жизнедеятельность неразрывно связана с поступлением из внешней среды влаги в доступной форме. Этим, по-видимому, объясняется возможность депонировать значительные количества потенциально опасных активных фенольных соединений в виде малорастворимых кристаллов и одновременно при поступлении влаги частично активировать их в растворе внутри таллома в микродозах, достаточных для осуществления регуляторных функций. Соотношение между запасными кристаллическими и активными растворенными формами специфических лишайниковых веществ может, по всей вероятности, меняться в зависимости от условий окружающей среды, определяя таким образом адекватность реакции на изменение этих условий, что необходимо для выживания лишайников. Об этом, в частности, свидетельствуют полученные нами данные о влиянии различных факторов на количество этих веществ и сезонные колебания их содержания в природных условиях, отмеченные как у эпифитных, так и у напочвенных лишайников (Равинская, Вайнштейн, 1975; Вайнштейн, Равинская, 1981, 1986). Гибкость и разнообразие, необходимые для контроля взаимоотношений симбионтов, обеспечиваются, вероятно, не только общими количествами лишайниковых веществ, но также различными уровнями их в растворе внутри таллома за счет различий в растворимости. Так, например, растворимость фумарпротоцетраровой кислоты (4.8 мг %), которая является активатором роста, почти в 5 раз выше, чем растворимость такого сильного ингибитора, как усниновая кислота (1 мг %) (Iskandar, Syers, 1971).

Лихенизированные грибы составляют обширную, весьма гетерогенную группу аско- и базидиомицетов, охватывающую свыше 20 % всех известных грибов (Hawksworth et al., 1983). Лихенизация, по-видимому, происходила в разных таксонах в разное время, и наблюдается определенная корреляция между



Регуляторная роль лишайниковых веществ

В — водоросль, *Г* — гриб, *ЭМ* — экстрацеллюлярный матрикс, *ЛВ* — специфические лишайниковые вещества, *ЗМ* — запасные грибные метаболиты — маннит и другие соединения.

Пунктирной линией обозначено выделение из водоросли: *А* — углеводов, *Б* — ингибитора грибной декарбоксилазы. Сплошной *жирной* линией обозначено поглощение грибом углеводов и ингибитора, выделенных водорослью; сплошной *тонкой* линией обозначено воздействие лишайниковых веществ на: *1* — фотосинтез (*Ф*), *2* — проницаемость водорослевых мембран, *3* — соотношение этанолрастворимой и этанолнерастворимой фракций клетки (в основном углеводной) (*У*), *4* — рост водоросли (*Р*).

степенью дифференциации талломов и их химизмом: образование специфических лишайниковых веществ, как правило, приурочено к эволюционно более продвинутым высокоструктурированным лишайникам. Согласно нашей гипотезе (Вайнштейн, 1988), основная функциональная роль этих вторичных соединений заключается в регуляции взаимоотношений водорослевого и грибного компонентов лишайника. Схематически это можно представить себе следующим образом (см. рисунок). Специфические лишайниковые вещества синтезируются в грибном компоненте, но, как указывалось, требуют для своего образования участия водорослей, которое состоит в снабжении ингибитором грибной декарбоксилазы (см. рисунок, *Б*). Эти вещества накапливаются на наружной поверхности грибных гиф и частично на поверхности водорослевых клеток и оказывают многостороннее воздействие на водорослевый компонент, вероятнее всего через экстрацеллюлярный матрикс: регулируют по типу фитогормонов деление клеток фотобионта (см. рисунок, *4*), поддерживая таким путем сбалансированный рост симбионтов; стимулируют фотосинтез (см. рисунок, *1*), изменяя при этом соотношение этанолрастворимой и этанолнерастворимой фракций клетки, в основном углеводной (см. рисунок, *3*). Стимуляция фотосинтеза, сопровождающаяся одновременным подавлением роста, приводит в конечном счете к накоплению избытка фотоассимилятов в виде растворимых продуктов, главным образом, простых углеводов. Повышение проницаемости водорослевых мембран для неэлектролитов (см. рисунок, *2*), которое происходит под влиянием лишайниковых веществ, облегчает массированный отток продуктов фотосинтеза от фотобионта к микобионту (см. рисунок, *А*). Избирательность действия лишайниковых веществ, которые слабо затрагивают ионный баланс, способствует сохранению жизнеспособности водорослей даже при таком усиленном оттоке органических метаболитов. Основная часть поступивших в микобионт органических продуктов превращается в запасной грибной углевод — маннит, часть расходуется на энергетические нужды самого микобионта, а часть идет на синтез ароматических лишайниковых веществ вместо типичных грибных продуктов, образование которых блокируется водорослевым ингибитором. Избыток синтезированных микобионтом специфических лишайниковых веществ откладывается на внешней поверхности грибных гиф и частично на поверхности фотобионта, и цикл замыкается. Хотя многие детали этой сложной системы еще не выяснены, большинство известных фактов укладывается в описанную схему, и функционирование такой системы в лишайниках вполне вероятно наряду с существованием иных механизмов регуляции. Эта гипотеза была подтверждена экспериментами, в которых с помощью лишайниковых веществ у культивируемых водорослей в отсутствие грибного партнера удалось частично восстановить физиологические характеристики симбиотических водорослей (Вайнштейн, Тахтаджян, 1981; Вайнштейн, 1988).

Таким образом, роль специфических лишайниковых веществ может заключаться в том, что у эволюционно продвинутых лишайников, которые способны синтезировать эти соединения, они образуют дополнительную систему дистанционной регуляции взаимоотношений симбионтов, действие которой во многом напоминает действие системы фитогормонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вайнштейн Е. А. Лишайниковые вещества вторичного происхождения. Л., 1982. 716 с. Деп. в ВИНИТИ 12.01.83, № 210—83. — *Вайнштейн Е. А.* Лишайниковые кислоты и проницаемость клеток водоросли *Trebouxia erici* // Физиология растений. 1985. Т. 32, № 6. С. 1153—1157. — *Вайнштейн Е. А.* Лишайниковый симбиоз и физиолого-биохимическая регуляция взаимоотношений грибного и водорослевого компонентов: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1988. 234 с. — *Вайнштейн Е. А., Равинская А. П.* Влияние света на образование усниновой кислоты в лишайниках // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты: КФ АН СССР, 1981. С. 82. — *Вайнштейн Е. А., Равинская А. П.* Изменение уровня усниновой кислоты в лишайниках на растворах различных соединений // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты: КФ АН СССР, 1986. С. 86—91. — *Вайнштейн Е. А., Тахтаджян Е. А.* Физиологические изменения у лишайниковой водоросли *Trebouxia* при культивировании // Физиология растений. 1981. Т. 28, № 5. С. 1037—1044. — *Вайнштейн Е. А., Толпышева Т. Ю.* О влиянии экстрактов из лишайников на высшие растения // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 7. С. 1004—1011. — *Окснер А. Н.* Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распределение. Л.: Наука, 1974. 284 с. — *Паринкина О. М., Пийн Т. Х.* Особенности микробоценозов под покровом почвенных лишайников // Флора и группировка низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 51—72. — *Равинская А. П.* Лишайниковые кислоты и их биологическая роль // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 160—179. — *Равинская А. П., Вайнштейн Е. А.* Влияние некоторых экологических факторов на содержание лишайниковых веществ // Экология. 1975. № 3. С. 82—85. — *Равинская А. П., Вайнштейн Е. А.* Влияние экстрактов из лишайников и лишайниковых кислот на водоросли // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 10. С. 1410—1416. — *Толпышева Т. Ю.* Влияние лишайников на микофлору почв боров беломошников (на примере Кандалакшского заповедника): Дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 148 с. — *Ahmadjian V., Jacobs J. B.* Artificial reestablishment of lichens. IV. Comparison between natural and synthetic thalli of *Usnea strigosa* // Lichenologist. 1985. Vol. 17, N 2. P. 149—166. — *Asahina Y., Shibata S.* The chemistry of lichen substances. Ueno; Tokyo: Japan Society for the Promotion of Science, 1954. 240 p. — *Culberson C. F.* Chemical and botanical guide to lichen products. Chapel Hill: Univ. North Carolina Press, 1969. 628 p. — *Culberson C. F.* Supplement to «Chemical and botanical guide to lichen products» // Bryologist. 1970. Vol. 73, N 2. P. 177—373. — *Culberson C. F., Ahmadjian V.* Artificial reestablishment of lichens. II. Secondary products of resynthesized *Cladonia cristatella* and *Lecanora chrysoleuca* // Mycologia. 1980. Vol. 12, N 1. P. 90—109. — *Culberson C. F., Culberson W. L., Johnson A.* Second supplement to «Chemical and botanical guide to lichen products». St. Lois, Missouri: Bot. Garden, American Bryological Lichenological Soc. 1977. 400 p. — *De Bary A.* Die Erscheinung der Symbiose // Versammlung Deutscher Natusforscher und Aerzte zu Cassel Strassburg. 1879. S. 5. — *Feige G. B.* Probleme der Flechtenphysiologie // Nova Hedwigia. 1978. Bd 30. S. 725—774. — *Follmann G.* Durchlässigkeitseigenschaften der Protoplasten aus *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. // Naturwissenschaften, 1960. Bd 47, N 17. S. 405—406. — *Follmann G.* Flechtenstoffe und Stecklingsbewurzelung // Naturwissenschaften. 1965. Bd 52, N 10. S. 266. — *Follmann G., Villagrán V.* Flechtenstoffe und Zellpermeabilität // Z. Naturforschung. 1965. Bd 20b, N 7. S. 723. — *Green T. G. A.* The biology of lichen symbionts: Diss. ... D. Phil.

thesis. Oxford, 1970. 140 p. — *Hale M. E.* The biology of the lichens. 2nd edition. London: Edward Arnold, 1974. 181 p. — *Hawksworth D. L., Sutton B. C., Ainsworth G. C.* Ainsworth and Bisby's dictionary of fungi. 7th edition. Kew: Commonwealth Mycological Institute, 1983. 445 p. — *Honegger R.* Ultrastructural studies in lichens II. Mycobiont and photobiont cell wall surface layers and adhering cristalline lichen products in four *Parmeliaceae* // New Phytologist. 1986. Vol. 103, N 4. P. 797—808. — *Huneck S.* Nature of lichen substances // Lichens. New York; London: Acad. Press, 1973. P. 495—522. — *Huneck S., Schreiber K.* Wachstumregulatorische Eigenschaften von Flechten- und Mossinhaltstoffen // Phytochemistry. 1972. Vol. 11, N 8. P. 2429—2434. — *Iskandar I. K., Syers J. K.* Solubility of lichen compounds in water: pedogenetic implications // Lichenologist. 1971. Vol. 5. P. 45—50. — *Kinraide W. T. B., Ahmadjian V.* The effects of usnic acid on the physiology of two cultured species of the lichen alga *Trebouxia* Puym. // Lichenologist. 1970. Vol. 4, N 3. P. 234—247. — *Kremer B. P.* Carbon metabolism of endosymbiotic algae // Endocytobiology. Endosymbiosis and cell biology. Berlin; New York: Schwemmler a. Schenk. 1980. N 1, P. 87—89. — *Lawrey J. D.* Biology of lichenized fungi. New York: Acad. Press, 1984. 250 p. — *Lawrey J. D.* Biological role of lichen substances // Bryologist. 1986. Vol. 89, N 2. P. 111—122. — *Pyatt F. B.* The inhibitory influence of *Peltigera canina* on the germination of graminaceous seeds and the subsequent growth of the seedlings // Bryologist. 1967. Vol. 70, N 3. P. 326—329. — *Remmer S. B., Ahmadjian V., Lidahl T. P.* Effects of IAA (indol-3-acetic acid) and kinetin (6-furfuril-amino-purine) on the synthetic lichen *Cladonia cristatella* and its isolated symbionts // Lichen physiology and biochemistry. 1986. Vol. 1. P. 1—25. — *Richardson D. H. S., Smith D. C.* Lichen physiology. X. The isolated algal and fungal symbionts of *Xanthoria aureola* // New Phytologist. 1968. Vol. 67, N 1. P. 69—78. — *Rondon Y.* Action sur la germination de l'extrait du lichen *Parmelia furfuracea* (L.) Ach. var. *olivetorina* (Zopf) Zahlbr. // Bull. Soc. bot. France. 1968 (1969). T. 115, N 3—5. P. 121—124. — *Rundel P. W.* The ecological role of secondary lichen substances // Biochem. System. Ecology. 1978. Vol. 6. P. 157—170. — *Schimmer O., Lehner H.* Untersuchungen zur Wirkung von Usninsäure auf die Grünalge *Chlamydomonas reinhardii* // Arch. Mikrobiol. 1973. Bd 93, N 2. S. 145—154. — *Smith D. C.* The movement of carbohydrates from alga to fungus in lichens // Bull. Soc. bot. France. Colloque sur les lichens. 1969. P. 123—133. — *Smith D. C.* Mechanisms of nutrient movement between the lichen symbionts // Cellular interactions in symbiosis and parasitism. Columbus: Ohio State Univ. Press, 1980. P. 197—227. — *Smith D. C., Drew E. A.* Studies in the physiology of lichens. V. Translocation from the algal layer to the medulla in *Peltigera polydactyla* // New Phytologist. 1965. Vol. 64, N 2. P. 195—200. — *Vainstein E. A.* Effect of lichen acids on photosynthesis of *Trebouxia* from the lichen *Cetraria islandica* (L.) Ach. // Lichen physiology biochemistry. 1986. Vol. 1, N 2. P. 70—76.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 9 II 1990

SUMMARY

The possible functions of specific lichen substances in the thallus are discussed in relation to the growth and cell division of the algal symbiont, to its photosynthesis and to the algal membrane permeability. Stability of lichen symbiosis associated with the fine balance between the algal and the fungal components is postulated to be maintained by a regulatory action of these compounds.

УДК 581.163
© 1991 г.

М. П. Солнцева

ЧТО ЖЕ ТАКОЕ АПОМИКСИС У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ?

M. P. SOLNTZEVA. WHAT IS THE APOMIXIS IN FLOWERING PLANTS?

Термин «апомиксис» большинством исследователей понимается как способ воспроизведения растений, при котором не происходит слияния гамет и их ядер. Но у цветковых большинство путей апомиктического развития как раз связано с половым процессом, хотя и нарушенным. В статье обсуждаются понятие термина «апомиксис», определения этого явления, представленные разными исследователями, включая и автора данной статьи.

На протяжении более ста лет ботаники разрабатывают проблему апомиксиса. Однако вплоть до настоящего времени в научной литературе все еще продолжается дискуссия относительно объема этого термина и его определения. Этот вопрос постоянно обсуждается исследователями (Шишкинская, 1986; Батыгина, 1987; Франк, 1988).

Термин «апомиксис» — греческого происхождения и образован из двух слов: «апо» — без и «миксис» — смешение. Дословно под апомиксисом понимают такой способ воспроизведения растений, при котором не происходит слияния половых клеток и их ядер. Всем известно, что впервые предложенный H. Winkler (1908) этот термин относился как к низшим, так и к высшим растениям. У цветковых этим термином характеризовали и явление образования семян без оплодотворения, и вегетативное размножение. Позднее, чтобы различить эти по существу разные способы размножения у покрытосеменных был введен термин «агамоспермия» (Täckholm, 1922). Он означал воспроизведение, происходящее без слияния половых клеток, но при помощи семян. Апомиксис стал подразделяться на агамоспермию и вегетативное размножение (Fagerlind, 1940). При этом одни исследователи включали в апомиксис только образование органов вегетативного размножения на генеративных побегах растения (Stebbins, 1950), другие же — все формы вегетативного размножения (Gustafsson, 1946; Maheshwari, 1950). Постепенно понятие апомиксиса сужалось, и сейчас большинство специалистов исключают вегетативное размножение из апомиксиса (Battaglia, 1963; Хохлов, 1967; Rutishauser, 1967; Поддубная-Арнольди, 1964, 1976; Солнцева, 1969; Asker, 1979; Банникова, Хведынич, 1982; Nogler, 1984, и др.), и только лишь некоторые авторы рассматривают вегетативное размножение как категорию апомиксиса (Fossard, 1974; Bara, Ghiorghita, 1974; Левина, 1981; Петров, 1979, 1988).

Определений апомиксиса, существующих в научной литературе, очень много. Они даются или в очень общей форме, или, наоборот, слишком конкретизируются. Стараясь дать универсальную редакцию, пригодную для всех групп организмов, Р. Е. Левина (1961 : 64) так формулирует его: «. . .под апомиксисом понимают выпадение из цикла развития полового процесса, . . . в более узком смысле. . . — утрату полового процесса при сохранении морфологических структур, связанных с половым размножением». Однако применительно к цветковым это определение страдает недостаточной точностью, поскольку у них не всегда половой процесс выпадает полностью.

В последнее время некоторые исследователи используют понятие «неполовое воспроизведение» (asexual reproduction) как антитезу «половому воспроизведению» (sexual reproduction) и противопоставляют последнему как вегетативное размножение, так и апомиктическое воспроизведение семян (Батыгина, 1987; Петров, 1988). На наш взгляд, это неверно, так как апомиктическое семенное воспроизведение только в редких случаях обходится полностью без полового процесса. Обычно при апомиксисе он лишь нарушается на той или иной стадии. Здесь необходимо еще пояснить два разных термина — «воспроизведение» и «размножение». Воспроизведение — это свойство организмов давать новую особь. Воспроизведение может сопровождаться или не сопровождаться размножением (Васильев и др., 1978), т. е. увеличением числа особей. При воспроизведении у растений происходит смена фаз онтогенетического цикла (смена поколений). Спорофит дает гаметофит, а затем гаметофит — новый спорофит, цикл онтогенеза завершается. Если организм на какой-либо фазе онтогенетического цикла воспроизводит ту же фазу (например, спорофит появляется из спорофита), то такое воспроизведение называют гомофазным, если противоположную фазу цикла (например, спорофит появляется из гаметофита и гаметофит из спорофита), то гетерофазным воспроизведением. E. Battaglia (1963) использует два разных термина: «воспроизведение» — для гетерофазного цикла и «размножение» — для гомофазного. В настоящее время термин «воспроизведение» [1] чаще всего используется для обозначения репродукции организмов с чередованием фаз онтогенетического цикла, а размножение определяется как способность организмов давать потомство с увеличением числа особей.

Ботаники русской школы издавна различают 3 способа размножения растений — вегетативное, бесполое и половое (Жуковский, 1964). Обсуждая вопросы происхождения наземной растительности и филогении, эволюцию гаметофитов и спорофитов растений, М. И. Голенкин (1937), К. И. Мейер (1937) обосновывают понимание явлений полового и бесполого размножения исходя из чередования поколений. Бесполое поколение (спорофит) дает органы бесполого размножения — споры. Половое поколение представлено гаметофитом, где формируются половые клетки — гаметы.

Под вегетативным размножением понимается такой способ размножения, при котором новая особь возникает из органов, частей или клеток растения, выполняющих вегетативные функции. При вегетативном размножении происходит копирование материнского генотипа, оно способствует сохранению полиплоидных и гетерозисных форм, а также анеуплоидных форм и соматических мутаций. У цветковых в условиях, исключающих формирование семян, вегетативное размножение является важнейшим резервом существования вида.

Половой способ воспроизведения осуществляется путем объединения половых клеток и их ядер. В этом случае, как пояснял Жуковский (1964), увеличения числа особей не происходит, так как из зиготы, образовавшейся от слияния мужской и женской гамет, получается только один организм. Поэтому этот процесс следует называть воспроизведением, а не размножением. Половое воспроизведение выполняет функции: репродуктивную, генетическую (передачу свойств родителей потомству, создание гетеро- или гомозиготности) и восстановления диплоидного состояния организма. Половое воспроизведение в чистом виде встречается лишь у водорослей с изоморфной сменой поколений. У всех других растений, начиная с водорослей с гетероморфной сменой фаз развития, половой процесс уже не участвует в увеличении численности вида. Количественная сторона размножения остается лишь за бесполым размножением

---

[1] А. П. Сладков (1986) понятие «воспроизведение» заменяет понятием «генеративное размножение», которое связывает со сменой ядерных фаз; в него включается и бесполое (размножение спорами) и половое размножение.

(Левина, 1981). Половые клетки — гаметы — являются конечным продуктом развития гаплоидного поколения — гаметофита, после чего начинается развитие спорофита, нового диплоидного поколения. У споровых растений бесполое размножение и половое воспроизведение дополняют друг друга и существуют независимо и параллельно.

Бесполое размножение еще со времен Голенкина (1937) и Мейера (1937) определяли как размножение при помощи спор — специализированных клеток, которые дают начало новому организму без слияния с другой клеткой. Иногда этот способ размножения вместе в вегетативным называют агамным (Ригер, Михаэлис, 1967). Споры, являясь завершающей стадией развития спорофита, выполняют функции размножения (увеличения числа особей), расселения (они покидают материнский организм и разносятся разными агентами), переживания неблагоприятных условий (имеют защитные оболочки) и генетическую функцию (формирование гаплоидности, рекомбинация генетического материала и освобождение от леталей).

У семенных растений возникает новая структура — семя. У них, в том числе и у цветковых, воспроизведение характеризуется сочетанием двух процессов — бесполого размножения и полового воспроизведения. Эти процессы осуществляются в единой морфологической структуре (семяпочке), они неотделимы друг от друга. У цветковых с синтетическим характером их воспроизведения (бесполое+половое) ни бесполое размножение, ни половое воспроизведение не представлены в чистом виде. Так, споры утрачивают ряд своих функций (Лодкина, 1969), например размножения, расселения, переживания неблагоприятных условий и другие, но их генетическая функция (гаплоидность, рекомбиногенез, освобождение от леталей) сохраняется полностью. Увеличение числа особей происходит за счет формирования большого числа семяпочек и лишь в редких случаях за счет формирования элементов бесполого размножения — спор (функционирования нескольких мегаспор или образования многих мегаспороцитов). Обычно в семяпочке образуется одна тетрада спор, и затем только одна из них развивается в новый гаметофит (зародышевый мешок), где формируются женские гаметы. Редко возникают ди- и тетраспорические зародышевые мешки, но они тоже являются продуктами мейоза.

При апомиксисе имеют место нарушения спорогенеза, наиболее существенным моментом которого является мейоз. Как известно, именно в этот период происходят важнейшие явления, связанные с заложением генетической информации. В это время создается генетическая разнокачественность сестринских пар ядер мегаспор, что является результатом конъюгации хромосом и кроссинговера. При апомиксисе нарушения мейоза очень разнообразны. Он может протекать нормально или с нарушениями — от правильного течения мейоза I (где происходит кроссинговер и рекомбинация хромосом), но при нарушении II деления, через разные нарушения мейоза I при анеуспории (где лишь у некоторых образующихся бивалентов может происходить кроссинговер при массовом формировании унивалентов, а вместо рекомбинации хромосом осуществляется удвоение их числа), вплоть до полного отсутствия даже начальных стадий мейоза (при апоспории). Эти нарушения, как и последующие изменения в развитии гаметофитов, которые тоже встречаются при апомиксисе, обусловливают разнородность генетической основы апомиктического размножения (Solntzeva, 1989).

У цветковых половое воспроизведение осуществляется посредством полового процесса, состоящего из ряда фаз. Перенос пыльцы и рост пыльцевых трубок, способствующих перемещению мужских гамет, как справедливо замечала Р. Е. Левина (1981), должны рассматриваться как фазы полового процесса. Однако многие исследователи взаимодействие пыльцы и рыльца, прорастание пыльцевых зерен, рост пыльцевых трубок в тканях пестика рассматривают как прогамную фазу оплодотворения (Герасимова-Навашина, 1957; Linskens, 1967, и др.). Непосредственное объединение гамет рассматривается как гамогамная фаза оплодотворения. Она в свою очередь осуществляется в две ступени: оплодотворения яйцеклетки и оплодотворения ядра центральной клетки. Последнее является таким же истинным оплодотворением, как и оплодотворение яйцеклетки, а не псевдооплодотворением, на что указывал еще С. Г. Навашин (1951). При последовательном осуществлении всех вышеперечисленных нормально протекающих событий, приводящих к формированию семени, имеет место амфимиксис. В случае, если происходит нарушение полового процесса на каком-либо этапе, но в конце концов все же формируется семя с новым спорофитом (зародышем), мы имеем дело с апомиксисом. Следует еще раз обратить внимание на то, что у цветковых подавляющее большинство способов апомиктического развития происходит именно при осуществлении полового процесса или хотя бы одной ступени оплодотворения — слияния спермия с ядром центральной клетки, что можно назвать центрогамией. Лишь в редких случаях мы встречаемся с таким типом апомиксиса, при котором развитие яйцеклетки и эндосперма происходит автономно, без какого-либо влияния мужского гаметофита. В подавляющем большинстве случаев апомиксис связан с оплодотворением или со стимуляцией дальнейшего развития опылением, не говоря уже о тех типах апомиксиса, при которых имеет место оплодотворение яйцеклетки, но без кариогамии (гемигамия, андрогенез, псевдогамия).

У цветковых, как видим, по сути дела само явление апомиксиса не является апомиксисом в строгом смысле его греческого значения. Строго следуя смыслу термина «апомиксис» («без слияния», «без смешения»), только партеногенез, апогаметия и адвентивная эмбриония могут подпадать под эту рубрику, да и то только в тех случаях, если не совершается второй акт оплодотворения. Все остальные случаи, которые традиционно рассматриваются как апомиксис, по сути дела являются гемиапомиксисом (приставка «геми» означает полу). Сделав такую оговорку, мы все же предпочитаем рассматривать апомиксис у цветковых в традиционном объеме, включая в него партеногенез, апогаметию, андрогенез, гемигамию и адвентивную эмбрионию.

Возвращаясь к определению термина «апомиксис» у цветковых и имея в виду вышеизложенное, мы уже не можем удовлетвориться определениями, которые констатируют тот факт, что «апомиксис у покрытосеменных означает асексуальную (агамную) репродукцию посредством семян» (Nogler, 1984 : 475). В связи с тем, что при нарушениях в спорогенезе и при развитии гаметофитов, и еще потому, что при разных типах апомиксиса (например, при гемигамии, андрогенезе, псевдогамии) генетический эффект оказывается разным (Солнцева, 1989) и совершенно иным, чем при асексуальных способах размножения (вегетативном, бесполом), этот способ размножения нельзя относить к агамному, асексуальному. Это совсем иной способ размножения, вторичный по происхождению.

Нас уже не удовлетворяют также и определения, которые констатируют, что при апомиксисе не происходит «оплодотворения» (Winkler, 1908), «полового слияния» (Maheshwari, 1950), «слияния гамет» (Battaglia, 1963) или «слияния ядер гамет» (Johansen, 1950), поскольку при апомиксисе все эти явления, кроме последнего, могут происходить. Однако необходимо еще охарактеризовать и другую сторону апомиксиса — спорогенез и его нарушения.

Определение апомиксиса как замены полового размножения «другим неполовым процессом, не связанным со слиянием ядер и клеток» (Ригер, Михаэлис, 1967 : 31), неудачно, так как под термином «апомиксис» понимается не только вегетативное размножение, но и бесполое размножение спорами, хотя еще Winkler (1908) подчеркивал его отличие от бесполого размножения — амиксиса (amixis). В случае амиксиса половая дифференциация и оплодотворение еще не возникли, при апомиксисе механизм оплодотворения, однажды возникнув, впоследствии был утрачен (Левина, 1981).

В ряде определений апомиксиса цветковых отмечается очень важная черта —

наличие морфологических структур, связанных с семенным размножением, — цветка, семяпочки, семени. С. С. Хохлов (1967) даже называл апомиктичные растения бесполосеменными. Благодаря несомненному влиянию Хохлова, который ввел термин «бесполосеменные растения» и его популяризовал, большинство определений русских авторов отличаются включением этой важной черты от определений иностранных коллег (Забинкова, Кирпичников, 1957; Модилевский, 1963; Поддубная-Арнольди, 1976). Возможно это произошло из-за сужения самого понятия «апомиксис» при понимании его только в смысле «агамоспермия». Однако, с нашей точки зрения, термин «бесполосеменные» неправомерен, поскольку у цветковых апомиксис развертывается при наличии органов полового воспроизведения (гаметофита, женских гамет или их эквивалентов) при наличии разной степени завершенности полового процесса. Лишь иногда, в очень редких случаях, этот процесс полностью выпадает. Я. С. Модилевский (1963), определяя апомиксис, писал: «Под понятием апомиксиса объединяются разнообразные пути воспроизведения потомства, полностью или частично исключающие половой процесс». Согласно Левиной (1961 : 64), «термин апомиксис употребляется. . . как утрата полового процесса». Далее ею подчеркивается, что при апомиксисе сохраняются структуры, связанные с семенным размножением. По ее мнению, у покрытосеменных при апомиксисе «можно установить последовательный ряд все большей и большей редукции полового процесса и связанных с ним морфологических структур» (1961 : 65).

Многие исследователи заметили, что при апомиксисе у цветковых не только утрачивается (частично или полностью) половой процесс, но происходит нарушение или полное выпадение спорообразования, так как мейоз оказывается нарушенным или совершенно отсутствует. Это им дало повод к широкому определению апомиксиса, например, к такому: «Апомиксис — все формы размножения, при которых мейоз и сингамия частично или полностью исключены» (Эрлих, Холм, 1966 : 298). Однако такое определение слишком широко, ибо подразумевает включение в понятие «апомиксис» и вегетативного размножения. На наш взгляд, в некоторых ранее предложенных определениях апомиксиса имеется еще один существенный недостаток. Например, П. Магешвари (1954 : 302) давал такое определение апомиксиса: «Апомиксис можно определить как замену полового воспроизведения (амфимиксиса) внеполовым процессом, при котором не происходит слияния ядер гамет». В этом определении неясно, что подразумевается под внеполовым процессом. Под апомиксисом здесь подразумевается не только вегетативное размножение, но даже и бесполое, происходящее при помощи спор.

Поскольку апомиксис свойствен различным группам организмов, предлагалось дать универсальное его определение, пригодное для разных таксонов растений и животных. Однако попытка Левиной (1981) дать такое универсальное определение, на наш взгляд, также не увенчалась успехом. Она определяет апомиксис как «вторичный способ размножения, при котором происходит азиготический эмбриогенез на основе более или менее глубоких нарушений полового или семенного размножения» (1981 : 39). Эмбриогенез определяется как «ранний период развития многоклеточных особей от оплодотворения до прорастания семени» (Малая. . ., 1958 — 1018). Некоторые авторы эмбриогенез понимают как период с первого деления зиготы до начала самостоятельной жизни особи (Ригер, Михаэлис, 1967). Эмбриогенез в таком значении характерен только для семенных растений, у которых зародыш определенное время развивается в пределах материнского организма. У водорослей, например, эмбриогенеза как такового нет, так как у них зигота сразу развивается в самостоятельную особь. Поэтому определение апомиксиса как «азиготического эмбриогенеза» к водорослям неприменимо. Далее азиготическим эмбриогенезом можно определить и процесс образования эмбриоидов в культуре тканей, а это явно вегетативное размножение. Некоторые типы апомиксиса («азиготического эмбриогенеза») могут представлять собой как раз зиготическое развитие. Примером этого является гемигамия, при которой возникает своеобразная дикарионная зигота, а также андрогенез (при котором развитие зародыша происходит после проникновения в яйцеклетку с последующей инактивацией или дегенерацией ее ядра) и псевдогамия, при которой спермий проникает в яйцеклетку и стимулирует ее дальнейшее развитие, однако его ядро вскоре погибает.

E. Battaglia (1963 : 221) несколько по иному определяет апомиксис: «Апомиксис означает образование спорофита из гаметофита без полового слияния». Эта особенность апомиксиса отмечалась ранее Модилевским (1953, 1963). Однако необходимо обратить внимание на то, что при апомиксисе часто чередование гаметофита и спорофита не сопровождается сменой ядерных фаз, и тогда они имеют одно и то же число хромосом — часто или только диплоидные, или только гаплоидные. Апомиксис при этом определении ограничен только его гаметофитными формами (Stebbins, 1950), что и соответствует представлениям E. Battaglia (1963), но, на наш взгляд, это кажется неправомерным. При адвентивной эмбрионии зародыши хотя и возникают из отдельных клеток нуцеллуса и интегумента, что на первый взгляд сближает этот процесс с вегетативным размножением, однако, их развитие и дифференциация происходят только после проникновения начавшего развитие зародыша в зародышевый мешок, обычно к этому времени имеющий эндосперм. Другими словами, развитие адвентивных зародышей происходит только при наличии морфологических структур семенного размножения. И это особенно существенно, поскольку именно это и обеспечивает естественный процесс семенного размножения. Во второй части определения Battaglia («без полового слияния») имеется противоречие, поскольку автор включает в апомиксис андрогенез, гемигамию (семигамию, по его терминологии), при которых «половое слияние» (объединение гамет) происходит, но оно не завершается кариогамией в зиготе, а тем более здесь имеет место слияние ядра спермия с ядром центральной клетки, т. е. кариогамия при втором шаге оплодотворения.

Представленный разбор определений термина «апомиксис» говорит о том, что до сих пор нет его четкого определения. Это возникло в связи с разным пониманием объема термина, как и ряда других понятий, используемых в ботанике, но не учитываемых в данном случае.

Итак, общим в понимании апомиксиса является то, что это способ естественного воспроизведения организмов, что он имеет вторичный характер, что он встречается как у низших организмов, начиная с водорослей, так и у высших растений. Наиболее широко он распространен у цветковых. В современном понимании апомиксис у цветковых — это агамоспермия. Однако и этот термин, используемый многими специалистами как синоним апомиксиса не очень удачен, поскольку он не точен в смысловом отношении. Агамоспермия (agamospermy) означает образование семян без брака, без оплодотворения и ранее трактовалась как семенное размножение, происходящее без слияния половых клеток или их ядер (Täckholm, 1922). При апомиксисе у цветковых, как мы старались показать, в большинстве случаев половой процесс хотя и нарушенный, все же происходит. Именно поэтому определение апомиксиса, которое дается в Биологическом энциклопедическом словаре (1989 : 33) как «размножение организмов, не сопровождающееся половым процессом», в корне неверно. Апомиксис — способ размножения, который осуществляется при нарушении полового процесса и лишь в очень редких случаях его полной утраты.

Итак, возвращаясь к определению понятия «апомиксис», можно сформулировать его следующим образом. Апомиксис у цветковых — это естественный способ размножения (вторичный по происхождению), при котором происходят нарушения спорогенеза и (или только) полового процесса, вплоть до полного выпадения обоих процессов. Апомиктический зародыш развивается в зародышевом мешке и чаще всего является производным клеток женского гаметофита, реже клеток семяпочки. Формирование зародыша происходит внутри гаметофита, на базе морфологических структур, свойственных семенному способу размножения.

Конечно, приведенное определение громоздко и, возможно, тоже не лишено недостатков, но оно может стимулировать исследователей к дальнейшей работе в этом направлении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Хведынич О. А. Эмбриология растений. Киев: Наук. думка, 1982. 164 с. — *Батыгина Т. Б.* Новое представление о бесполом размножении и его классификация у цветковых (в свете экспериментальных данных) // 5 Всесоюзн. шк. по теоретич. морфологии растений (15—18 сентября 1987). Львов, 1987. С. 96—98. — *Биологический* энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1989. 864 с. — *Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И.* Ботаника. М.: Просвещение, 1978. 480 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1654—1673. — *Голенкин М. И.* Курс высших растений. М.: Биомедгиз, 1937. 598 с. — *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с. — *Жуковский П. М.* Ботаника. 4-е изд. М.: Высш. шк., 1964. 667 с. — *Забинкова Н. Н., Кирпичников М. Э.* Справочное пособие по систематике высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. II. 334 с. — *Левина Р. Е.* Многообразие и эволюция форм размножения растений. М.: Учпедгиз, 1961. 89 с. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 96 с. — *Лодкина М. М.* Значение спорогенеза на разных этапах эволюции растений // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1033—1049. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Иностр. лит., 1954. 439 с. — *Малая* Советская энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия, 1958. 3-е изд. Т. 3. С. 1018. — *Мейер К. И.* Размножение растений. М.: Сельхозгиз, 1937. 284 с. — *Модилевский Я. С.* Эмбриология покрытосеменных растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 224 с. — *Модилевский Я. С.* Цитоэмбриология высших растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 371 с. — *Навашин С. Г.* Результаты пересмотра процессов оплодотворения у *Lilium martagon* и *Fritillaria tennella* // Избранные труды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. С. 188—197. — *Петров Д. Ф.* Генетические основы апомиксиса. Новосибирск: Наука, 1979. 276 с. — *Петров Д. Ф.* Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск: Наука, 1988. 212 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Ригер Р., Михаэлис А.* Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с. — *Сладков А. Н.* О размножении растений // Биол. науки. 1986. № 4. С. 62—76. — *Солнцева М. П.* Эмбриологическая классификация апомиксиса покрытосеменных // Генетика. 1969. Т. 9, № 8. С. 21—31. — *Франк Р.* Апомиксис и полиплоидия // Сельхозбиология. 1988. № 4. С. 99—109. — *Хохлов С. С.* Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Усп. совр. генетики. 1967. № 1. С. 43—104. — *Шишкинская Н. А.* О классификации и терминологии апомиксиса // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов. Тез. докл. IX Всесоюзн. совещ. по эмбриологии растений. Кишинев: Штиинца, 1986. С. 39. — *Эрлих П., Холм Р.* Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с. — *Яковлев М. С.* Словарь основных терминов // Сравнительная эмбриология цветковых растений *Winteraceae — Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981. С. 7—24. — *Asker S.* Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd 91, Hf 2. S. 231—240. — *Bara J. J., Ghiorghita G. I.* Apomixis content and classification criteria // Ann. Biol. 1974. T. 13, f. 11—12. P. 579—585. — *Battaglia E.* Apomixis // Rec. adv. Embryology of Angiosperms. Delhi: Int. Soc. Plant Morph. Univ. Delhi, 1963. P. 221—264. — *Fagerlind F.* Die Terminologie der Apomixis prozesse // Hereditas. 1940. Bd 26, Hf 1. S. 1—22. — *Fossard R. A.* Terminology in haploids work // Haploids in higer plants: advances and potential. Guelph.: Ont. Univ., 1974. P. 403—410. — *Gustafsson A.* Apomixis in higher plants // Lund. Univ. Arskr. 1946. Bd 42, N 3. P. 1—66. — *Johansen D. A.* Plant embryology // Chron. Bot. 1950. Vol. 24. 305 p. — *Linskens H. F.* Reproduction, sexuality and fertilisation: a general concept // Encicl. Pl. Physiol. 1967. Vol. 18. P. 1—4. — *Maheshwari P.* An Introduction to the embryology of Angiosperms. New York: Mc. Grow.

Hill, 1950. 453 p. — *Nogler G. A.* Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin; Heidelberg; New York; Tokio: Springer-Verlag, 1984. P. 476—518. — *Rutishauser A.* Fortpflanzungsmodus und Meise apomiktischer Blutenpflanzen // Protoplasmatologia. 1967. Bd 6, Hf. 3. 245 S. — *Solntzeva M. P.* Classification of embrio sacs of apomictic plants, including the structural basis of heterogeneity among embryosac nuclei. Apomixis newsletter. 1989. N 1. P. 4—10. — *Stebbins G. L.* Variation and evolution in plants. New York: Columbia Univ. Press, 1950. 643 p. — *Täckholm G.* Zytologische Studien über die Gattung Rosa // Acta Hort. Berg. 1922. Bd 7, Hf 1. S. 97—381. — *Winkler H.* Über Partenogenesis und Apogamie in Pflanzenreiche // Progr. bei Bot. 1908. Bd 2. S. 293—454.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Ленинград

Получено 26 XI 1990

SUMMARY

«Apomixis» has been usually referred as the mode of reproduction of plants in which no fusion of gametes and their ruclei takes place. However in flowering plants a great majority of ways in apomictic development is just associated with the sexual process, though the process itself is disturbed. The implications of the term «apomixis» and its definition given by the different authors including the author of this paper, are discussed.

УДК 582.992
© 1991 г.

И. Я. Гудкова, Г. П. Борщенко

СЕРОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЕМ. *CAMPANULACEAE*. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В ТРИБЕ *PHYTEUMATEAE*

I. YA. GUDKOVA, G. P. BORSHCHENKO. THE SEROLOGICAL STUDY OF THE *CAMPANULACEAE*. THE PHYLOGENETIC RELATIONS IN THE TRIBE *PHYTEUMATEAE*

Исследованы 8 родов, относимых в системах Ан. А. Федорова и А. Л. Тахтаджяна к трибе *Phyteumateae*, и проведено сравнение их с представителями трибы *Campanuleae*. Выявлена группа эволюционно близких родов: *Phyteuma, Asyneuma, Petromarula, Sergia* и *Cryptocodon*. Род *Cylindrocarpa* занял промежуточное положение между этой группой и представителями *Campanuleae*. Род *Trachelium* наиболее сходен с *Campanula latifolia*. Род *Legousia* значительно отличается от всех остальных исследованных родов.

Сравнительные исследования растительных белков, основанные на иммунной реакции, вызываемой этими белками у подопытных животных, приобрели в 70—80-е годы большое распространение. В систематике эту группу методов применяли для выявления таксономических групп и филогенетических связей на основе сходства и различия реакций иммунопреципитации (Fairbrothers, 1966, 1977; Jensen, 1973, и др.). Особенности серологических методов, благодаря которым они особенно ценны для филогении, достаточно подробно рассмотрены в литературе (Dahlgren, 1983; Fairbrothers, 1983; Шнеер, 1988). Результаты серологических исследований наряду с другими данными с успехом использовали при построении своих макросистем такие крупные систематики как А. Л. Тахтаджян, A. Cronquist, R. Dahlgren и другие.

Семейство *Campanulaceae* до сих пор почти не было исследовано серологически. В предварительных публикациях (Чупов, Кутявина, 1983; Гудкова, Борщенко, 1986) на ряде примеров было показано, что роды этого семейства могут быть сгруппированы на основании сходства серологических реакций. Нами проводится более подробное исследование сем. *Campanulaceae* s. str. с охватом значительной части родов. Основной задачей исследования является уточнение таксономических групп и выявление филогенетических связей в трибах семейства, между трибами, а в перспективе — изучение связей семейства в подклассе *Asteranae*.

Естественное ограничение ценности данной работы для систематики связано с тем, что она выполнена одной группой методов. Однако мы считаем необходимым привести и те результаты, которые плохо согласуются с существующими взглядами систематиков на сем. *Campanulaceae*, так как это может дать толчок к переосмыслению результатов других специальных дисциплин.

Настоящая статья посвящена исследованию филогенетических связей родов, относимых к трибе *Phyteumateae*.

Триба *Phyteumateae* была выделена Ан. А. Федоровым (1957) во «Флоре СССР». Автор отнес к этой трибе роды *Phyteuma* L., *Asyneuma* Griseb. et Schenk, *Sergia* Fed., *Cryptocodon* Fed., *Cylindrocarpa* Regel и *Legousia* Durand. Род *Cryptocodon* Федоров выделил из рода *Campanula* L. (*C. monocephala* Trautv.)

и указал на его систематическую близость к *Asyneuma*, несмотря на морфологические различия. Род *Sergia* был образован Федоровым на основе *Campanula sewerzowii* Regel и *Phyteuma regelii* Trautv. Ряд видов *Legousia* был первоначально описан в составе рода *Campanula* (*C. speculum-veneris* L.). Впоследствии под названием *Specularia* A. DC. его включали в трибу *Campanuleae* (Decandolle, 1839) или подтрибу *Campanulinae* (Schönland, 1889), так же как и типовой для *Phyteumateae* род *Phyteuma* L. Таким образом, все роды, составляющие трибу *Phyteumateae*, систематики первоначально относили к *Campanuleae*. На связь родов из этих двух триб указывают данные многих специальных дисциплин, например палинологии (Chapman, 1966; Аветисян, 1967; Dunbar, 1975, 1984), карпологии (Колаковский, 1986, 1987). Т. В. Шулькина (1978) в результате изучения структуры вегетативных органов выявила значительное сходство между различными родами триб *Phyteumateae* и *Campanuleae* и отметила параллелизм в развитии этих групп. А. А. Беляев (1984) обнаружил общие черты в ультраструктуре поверхности семян этих двух триб. Th. Gadella (1966) предложил переместить *Asyneuma* в трибу *Campanuleae* по данным кариологии. Есть также указания о сходстве *Asyneuma* с *Campanula* и *Astrocodon* по составу вторичных метаболитов (Gorovoi et al., 1971).

А. Л. Тахтаджян (1987), рассматривавший сем. *Campanulaceae* в полном объеме, включил в *Phyteumateae*, помимо уже перечисленных родов, также *Physoplexis*, *Trachelium*, *Petromarula* и т. д. и переместил род *Legousia* в трибу *Campanuleae*.

Описывая новую трибу *Phyteumateae*, Федоров указал, что лишь немногие признаки являются общими для всех этих морфологически разнообразных родов. Однако он выявил признаки, постепенно изменяющиеся от рода к роду и указывающие на родственные связи. Так, по мнению Федорова, промежуточными морфологическими признаками между типовым для трибы родом *Phyteuma* и наиболее уклоняющимся от него родом *Legousia* обладает род *Cylindrocarpa* с его глубоко раздельным венчиком, расширенными у основания тычиночными нитями и удлиненной цилиндрической коробочкой. Поэтому, охарактеризовав *Phyteuma* как типичный среднеевропейский род, *Legousia* — как род преимущественно средиземноморский (лишь один вид *L. falcata* (Ten.) Fritsch обитает в Средней Азии), Федоров все же предполагал, что *Cylindrocarpa* — узкий эндемик Западного Тянь-Шаня — является филогенетическим звеном, соединяющим эти два рода. Он также считал, что морфологические признаки связывают *Cylindrocarpa* и с каждым из остальных трех родов трибы, представленных в нашей флоре.

Тахтаджян рассматривает трибу *Phyteumateae* как эволюционно продвинутую в семействе, помещая ее между *Michauxieae* и *Peracarpeae*. На продвинутость трибы указывает, например, наличие у всех ее представителей аксикорнов — специализированных механизмов для вскрывания созревших коробочек (Колаковский, 1986, 1987), а также тенденция в ряде родов к образованию головчатых соцветий.

По теме данной статьи нами было опубликовано одно предварительное сообщение (Борщенко, Гудкова, 1988).

Материалы и методы

Для получения экстракта белка для иммунизации и реакций иммунопреципитации муку из неочищенных семян, обезжиренную охлажденным ацетоном, подвергали экстракции забуференным физиологическим раствором (pH=7.6) в течение 18 ч в холодильнике и отделяли от осадка центрифугированием на холоде (4500 об/мин, 30 мин). При подготовке экстракта для инъекций применяли прокипяченный забуференный физиологический раствор. Осадок дополнительно промывали, вновь центрифугировали, и экстракты объединяли. Содержание белка в экстрактах измеряли микробиуретовым методом (Itzhaki, Grill, 1964) на спектрофотометре СФ-26 и доводили до 10±3 мг/мл. Для иммунизации брали кроликов-самцов весом 2—2.5 кг. Белками одного вида растений обычно иммунизировали не менее двух животных. Первую инъекцию (15 мг белка на кролика в 1 мл физиологического раствора, с полным адъювантом Фрейнда) проводили в мышцы задних лап; через 10 дней проводили серию из 4 внутривенных инъекций (по 5 мг белка на кролика) с интервалом 3—4 дня. Через неделю после последней инъекции определяли титр антисыворотки (АС) и затем проводили отбор крови. Антисыворотки лиофилизировали или хранили замороженными в запаянных ампулах.

Реакции иммунопреципитации проводили в агарозо-крахмальном геле на борат-фосфатном буфере (pH=7.6); этот же буфер применяли в качестве электродного при электрофорезе. Электрофорез вели 50 мин при 3 мА/см, после этого вносили в бороздки антисыворотку. Диффузию проводили при комнатной температуре в течение суток, препараты дважды промывали физиологическим раствором с последующим высушиванием и окрашивали смесью красителей Кумасси ярко-синий и Тиазин красный. На окрашенных препаратах учитывали количество полос преципитации и электрофоретическую подвижность.

Линейную двойную иммунодиффузию вели 24 ч при комнатной температуре. Экстракты белков применяли в концентрациях 7—13 мг/мл. Как правило, применяли 7 %-ную АС. У всех образцов белка выявлялось не менее 2—3 полос преципитации. В дальнейшем эту совокупность полос преципитации каждого образца белка с какой-либо АС мы будем называть его спектром преципитации. На препаратах иммунодиффузии с полными АС оценивали наличие и направление «шпор» между расположенными рядом белками. Исходя из того, что «шпора» направлена от белка, более сходного с гомологичным белком в сторону менее сходного с ним белка, сравнивали степень сходства белков с реперным белком и между собой. На основании этих данных составляли ряды серологического сходства исследованных белков с каждым из реперных белков. Ряды строили по принципу убывания сходства. В каждую ячейку ряда помещали белки, дававшие идентичные реакции. Белки каждой предыдущей ячейки образовывали «шпоры» к белкам всех последующих ячеек, т. е. были более сходны с данным реперным белком. Перекрест «шпор» рассматривали как показатель присутствия в двух белках наборов антигенных детерминант, общих с реперным белком, но различающихся между собой. В таких случаях ряды разветвлялись.

Предварительное истощение антисывороток проводили путем внесения экстракта истощающих белков непосредственно в бороздку с антисывороткой из расчета 1—5 мг/мл АС. Оценивали наличие и интенсивность реакций истощенных АС с тестовыми белками.

В работе использованы АС к белкам *Phyteuma scheuchzeri*, *Legousia speculum-veneris*, *Campanula latifolia* и *C. rotundifolia*.

Исследованы представители всех 6 родов трибы *Phyteumateae*, вошедших во «Флору СССР», а также родов *Trachelium* и *Petromarula*. Роды *Phyteuma* и *Legousia* были представлены тремя видами каждый, *Asyneuma* — двумя (табл. 1). От остальных родов в исследование вошло по одному виду, но многие из них монотипны или олиготипны. Триба *Campanuleae* представлена родом *Adenophora* и двумя видами крупного рода *Campanula*, обнаружившими в наших предварительных исследованиях серологические различия.

Результаты и обсуждение

При предварительном сравнении белков видов *Phyteuma, Asyneuma* и *Legousia* в пределах родов с помощью разных АС заметных различий в реакциях преципитации, как правило, не обнаруживалось. Небольшие внутриродовые различия в серологических реакциях обнаружены были только в роде *Legousia*. Белки *Legousia speculum-veneris* и *L. pentagonia* в двойной иммунодиффузии с АС *Legousia* и *Campanula* образовывали небольшую «шпору»

ТАБЛИЦА 1

Образцы семян, использованные в эксперименте

Виды	АС	Источник
Adenophora liliifolia (L.) A. DC.		БИН, Бот. сад
Asyneuma canescens (Waldst. et Ki.) Grisebr. et Schenk		То же
Campanula latifolia L.	+	» »
C. rotundifolia L.	+	» »
Cryptocodon monocephalus (Trautv.) Fed.		Зап. Тян-Шань
Cylindrocarpa sewerzowii Regel		То же
Legousia hybrida (L.) Delabr.		Культ.
L. pentagonia (L.) Druce i.		»
L. speculum-veneris (L.) Chaix.	+	»
Petromarula pinnata A. DC.		»
Phyteuma nigrum F. W. Schmidt		Ленинградская обл.
Ph. scheuchzeri All.	+	Культ.
Ph. spicatum L.		Ленинградская обл.
Sergia sewerzowii (Regel) Fed.		Зап. Тянь-Шань
Trachelium caeruleum L.		БИН, Бот. сад

Примечание. БИН, Бот. сад — семена собраны в коллекциях Ботанического института АН СССР (Ленинград); культ. — семена репродукции других ботанических садов.

к белкам *Legousia hybrida*. При этом сравнение с другими родами мы вели по типовому виду *Legousia speculum-veneris*.

При исследовании методом иммуноэлектрофореза белки большинства родов трибы образовывали 3 полосы преципитации и обладали примерно одинаковой электрофоретической подвижностью. Эту группу составили белки *Phyteuma, Asyneuma, Sergia, Cryptocodon* и *Cylindrocarpa*. У белков *Legousia* при том же количестве полос преципитации электрофоретическая подвижность значительно выше.

Более информативными оказались данные двойной иммунодиффузии с полными АС (табл. 2, 3). Все полосы преципитации белков *Phyteuma, Asyneuma*

ТАБЛИЦА 2

Результаты реакций иммунодиффузии с полными АС

АС *Phyteuma*

	Phyteuma	*Asyneuma*	*Sergia*	*Petromarula*	*Cryptocodon*	*Cylindrocarpa*	*Legousia*	*Campanula rotundifolia*	*Adenophora*	*Trachelium*	*Campanula latifolia*
Phyteuma	0	0	0	0	0⌒	0⌒	⌒	Λ	⌒	⌒	⌒
Asyneuma		0	0	0	0	0	⌒	0	⌒	—	⌒
Sergia			0	0	0⌒	0⌒	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒
Petromarula				0	0⌒	0	⌒	⌒	—	⌒	⌒
Cryptocodon					0	0	⌒	⌒	⌒	⌒	⌒
Cylindrocarpa						0	⌒	—	⌒	⌒	⌒
Legousia							0	<	x	x	x
Campanula rotundifolia								0	0	⌒	0
Adenophora									0	0⌒	0⌒
Trachelium										0	0⌒
Campanula latifolia											0

Таблица 2 (*продолжение*)

АС *Legousia*

	Legousia	*Phyteuma*	*Asyneuma*	*Sergia*	*Petromarula*	*Cryptocodon*	*Cylindrocarpa*	*Trachelium*	*Campanula rotundifolia*	*Campanula latifolia*	*Adenophora*
Legousia	0	ˆ	ˆ	ˆ	ˆ	ˆ	ˆ	ˆ	ˆ	ˆ	ˆ
Phyteuma		0	0	0	0	0ˆ	ˆ	ˆ	0	ˆ	ˆ
Asyneuma			0	0	0	0	ˆ	ˆ	0	ˆ	ˆ
Sergia				0	0	0ˆ	ˆ	ˆ	0	ˆ	ˆ
Petromarula					0	0ˆ	ˆ	ˆ	0	ˆ	—
Cryptocodon						0	ˆ	ˆ	0	ˆ	ˆ
Cylindrocarpa							0	0	<0	ˆ	—
Trachelium								0	0	0	—
Campanula rotundifolia									0	ˆ	0ˆ
C. latifolia										0	0
Adenophora											0

Примечание. «0» — реакция полной идентичности; ˆ — «шпора» от образца в левом столбце к образцу в верхней строке; «<» — «шпора» от образца в верхней строке к образцу в левом столбце «х» — перекрест «шпор»; «0ˆ» — слабая «шпора»; «—» — эксперимент не проводили.

ТАБЛИЦА 3

Ряды серологического сходства белков родов триб *Phyteumateae* и *Campanuleae* на основании данных иммунодиффузии с полными АС

АС *Phyteuma*

Phyteuma
Asyneuma
Sergia
Petromarula
— —
Cryptocodon
Cylindrocarpa
—
— *Legousia*
x
— *Campanula latifolia*
Trachelium
x
— *Campanula rotundifolia*
Adenophora

АС *Legousia*

Legousia —
Phyteuma
Asyneuma
Sergia
Petromarula
— — *Cryptocodon* — *Cylindrocarpa* —
x
— *Campanula rotundifolia*
Adenophora
Campanula latifolia
Trachelium

АС *Campanula latifolia*

Campanula latifolia —
Phyteuma
Asyneuma
Sergia
Cryptocodon
Cylindrocarpa
— *Campanula rotundifolia*
Adenophora
— *Legousia*

АС *Campanula rotundifolia*

Campanula rotundifolia
Phyteuma
Asyneuma
Sergia
Petromarula
Cryptocodon
Cylindrocarpa
— *Campanula latifolia*
x
— *Legousia*

Примечание. «—» — сильные «шпоры»; «— —» — слабые «шпоры»; «х» — перекрест «шпор».

и *Sergia* соединялись между собой без образования «шпор» (реакция полной идентичности), очень слабые «шпоры» они иногда образовывали к белкам *Cryptocodon*. Спектр преципитации белков *Legousia* также по всем применявшимся АС отличался от спектров белков всех остальных родов. С АС *Legousia* он образовывал к спектрам преципитации белков *Phyteuma, Asyneuma, Sergia* и *Cryptocodon* сильно выраженную «шпору», и наоборот, в реакции с АС *Phyteuma* и *Campanula* спектры преципитации белков всех перечисленных родов образовывали сильные «шпоры» к спектру белков *Legousia* (реакция неполной идентичности).

Белки *Cylindrocarpa* в реакциях с разными АС проявили разную степень сходства с белками *Phyteuma*. Реакция их с АС *Phyteuma* и *Campanula* оказалась идентичной реакциям белков *Phyteuma, Asyneuma, Sergia* и *Cryptocodon*. Это указывает на сходство этих белков по составу антигенных детерминант. Однако в реакции с АС *Legousia* белки *Phyteuma, Asyneuma, Sergia, Cryptocodon* и *Legousia* образовывали «шпору» к белкам *Cylindrocarpa*. Спектр преципитации *Cylindrocarpa* был в этой реакции почти идентичен спектру вида *Campanula latifolia*.

Результаты двойной иммунодиффузии с предварительно истощенными АС подтвердили и уточнили данные иммунодиффузии с полными АС (табл. 4).

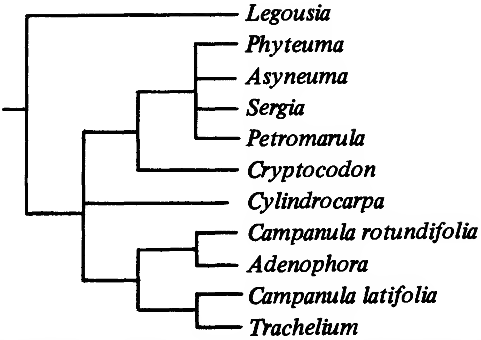
АС *Phyteuma* и *Campanula*, образовывавшие по 2—3 полосы преципитации с белками всех родов трибы, после истощения их белками *Legousia* сохраняли частичную реакцию преципитации с белками всех родов, кроме *Legousia*, даже при повышенной концентрации истощающих белков (4—5 мг/мл). После истощения этих АС белками других представителей трибы, в том числе

ТАБЛИЦА 4

Реакции преципитации с предварительно истощенными АС

Тестовые белки	Антисыворотки															
	Phyteuma						*Legousia*				*Campanula latifolia*				*C. rotundifolia*	
	Истощающие белки															
	Phyteuma	*Cylindrocarpa*	*Petromarula*	*Cryptocodon*	*Trachelium*	*Legousia*	*Cryptocondon*	*Phyteuma*	*Cylindrocarpa*	*Campanula latifolia*	*Phyteuma*	*Sergia*	*Cylindrocarpa*	*Legousia*	*Cylindrocarpa*	*Legousia*
Phyteuma	0	0	C	C	+	+	0	0	+	+	0	0	+	+	0	+
Asyneuma	0	0	—	—	—	+	0	0	—	—	0	—	+	+	—	—
Sergia	0	0	0	C	+	+	0	0	+	+	0	0	+	+	0	+
Cryptocodon	0	0	0	0	+	+	0	C	+	+	0	0	+	+	0	+
Petromarula	0	0	0	0	+	+	—	—	—	+	0	—	—	+	—	—
Cylindrocarpa	—	0	—	—	—	+	0	0	0	+	0	0	0	+	0	+
Legousia	0	0	0	0	+	C	+	+	+	0	0	0	+	0	0	0
Trachelium	0	0	0	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Campanula latifolia	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	+	+	+	+	0	+
C. rotundifolia	0	0	0	0	0	+	0	0	0	C	0	0	—	+	0	+
Adenophora	0	0	—	—	—	+	0	0	0	0	0	0	+	+	0	+

Примечание. «+» — реакция есть; «С» — реакция следовая; «0» — реакция отсутствует; «—» — опыт не проводили.



Дендрограмма серологического сходства белков семян представителей триб *Phyteumateae* и *Campanuleae*.

и *Cylindrocarpa*, уже при малых концентрациях истощающих белков (1—2 мг/мл) происходило полное прекращение реакции преципитации со всеми родами без исключения. В этом также проявляется сходство белков *Phyteuma*, *Asyneuma*, *Sergia*, *Cryptocodon* и *Cylindrocarpa* в отличие от белков *Legousia*. Истощение АС *Legousia* белками *Cylindrocarpa* и *Campanula* приводило к полному прекращению реакций преципитации с белками видов трибы *Campanuleae* и рода *Cylindrocarpa*. В то же время с белками остальных родов *Phyteumateae* реакция частично сохранялась. После истощения АС *Legousia* белками любого рода трибы *Phyteumateae* реакция преципитации почти не проявлялась.

Следовательно, белки *Cylindrocarpa* по составу антигенных детерминант действительно отличаются от белков не только *Legousia*, но также и *Phyteuma*, *Asyneuma*, *Sergia* и *Cryptocodon*. По-видимому, белки *Cylindrocarpa* по составу ближе к белкам *Campanula*, чем к белкам *Legousia*.

Экстракты белков *Trachelium* и *Petromarula* были исследованы методом двойной иммунодиффузии с полными и истощенными АС. Реакции со всеми АС выявляли различия в антигенном составе белков *Petromarula* и *Trachelium*. В реакциях с полными АС *Phyteuma* и *Campanula* спектры преципитации белков *Petromarula*, *Phyteuma* и *Cylindrocarpa* сливались без образования «шпор», но образовывали «шпору» к спектрам белков *Legousia* и *Trachelium*. Белки *Trachelium* оказались идентичными белкам *Campanula*, и спектры преципитации обоих родов образовывали «шпору» к спектру *Legousia*. По АС *Legousia* белки *Petromarula* проявили идентичность с белками *Phyteuma*, а белки *Trachelium* — с белками *Campanula* и *Cylindrocarpa*.

Истощение АС *Phyteuma* белками *Trachelium* привело к исчезновению реакции преципитации с белками *Trachelium* и *Campanula*, при этом белки всех других членов трибы *Phyteumateae* частично сохраняли реакцию. Истощение же АС *Phyteuma* белками *Petromarula* вызвало полное прекращение реакций преципитации со всеми антигенами, сохранилась лишь следовая гомологическая реакция.

Таким образом, белки *Petpomarula* оказались сходными с белками *Phyteuma*, *Asyneuma*, *Sergia* и *Cryptocodon*. Белки *Trachelium* в наших экспериментах проявили сходство с белками *Campanula*.

На основании наших данных предлагается схема серологического сходства рассмотренных родов (см. рисунок).

Изучение серологического сходства белков в трибе *Phyteumateae* дает основания для следующих выводов.

1. Основная часть трибы *Phyteumateae*, несмотря на существенные морфологические различия, по антигенным свойствам оказалась весьма однородной и, вероятно, представляет собой эволюционно близкую группу родов,

хорошо отграниченную от изученных представителей трибы *Campanuleae.* Это роды *Phyteuma, Asyneuma, Sergia, Petromarula* и *Cryptocodon.*

2. Род *Legousia* значительно отличается от других родов трибы по антигенным свойствам, и это вместе с морфологическими и прочими отличиями заставляет предположить его раннее отделение от других родов трибы *Phyteumateae.* Приведенные данные подтверждают правомерность выведения рода *Legousia* из этой трибы, но не сближение его с представителями *Campanuleae.*

3. По серологическим данным, род *Cylindrocarpa* занимает промежуточное положение между родами трибы *Phyteumateae* и видами *Campanula*, причем с этими таксонами он связан сильнее, чем с *Legousia.* Предположение о том, что *Cylindrocarpa* является связующим эволюционным звеном между *Phyteuma* и *Legousia*, не подтверждается.

4. Род *Trachelium* по антигенным свойствам белков семян сближается с представителями трибы *Campanuleae*, а не *Phyteumateae.*

5. Между изученными представителями трибы *Campanuleae* выявлены серологические различия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae, Lobeliaceae, Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и флорогении // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. 1967. Т. 16. С. 5—41. — *Беляев А. А.* Ультраструктура поверхности и некоторые морфологические характеристики семян представителей семейства *Campanulaceae* // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 7. С. 890—898. — *Борщенко Г. П., Гудкова И. Я.* О положении ряда родов трибы *Phyteumateae* в подсемействе *Campanuloideae* (*Campanulaceae*) по серологическим данным // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII съезда ВБО. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 13—14. — *Гудкова И. Я., Борщенко Г. П.* Сравнительные серологические исследования семейства *Campanulaceae* Juss. // Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. Тез. III Всесоюзн. совещ. по хемосистематике и эволюционной биохимии растений. М.: ГБС АН СССР, 1986. С. 51—53. — *Колаковский А. А.* Карпология колокольчиковых (*Campanulaceae*) и вопросы таксономии // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 9. С. 1155—1168. — *Колаковский А. А.* Система семейства *Campanulaceae* Старого света // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 7. С. 1572—1579. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 435 с. — *Федоров Ан. А.* *Campanulaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. С. 126—448. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в семействе *Campanulaceae* // Тез. докл. VII съезда ВБО. Донецк, 11—14 мая 1983. Л.: Наука, 1983. С. 36. — *Шнеер В. С.* Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1073—1084. — *Шулькина Т. В.* Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* Juss., их географическое распространение и связь с таксономией // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 2. С. 153—169. — *Chapman J. L.* Comparative palynology in *Campanulaceae* // Trans. Kansas Acad. of Sci. 1966. Vol. 69, N 3-4. P. 197—200. — *Dahlgren R.* The importance of modern serological research for angiosperm classification // Proteins and nuclear acids in plant systematics. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 1983. P. 371—394. — *Decandolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1839. Vol. 7. 497 p. — *Dunbar A.* On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrastructure. 1. *Campanulaceae* subfam. *Campanuloideae* // Bot. Notiz. 1975. Vol. 128, N 1. P. 73—101. — *Dunbar A.* Pollen morphology in *Campanulaceae.* IV // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4, N 1. P. 1—19. — *Fairbrothers D. E.* The comparison and interpretation of serological data in plant systematics // Symp. Mutational Process. Praha: Symp. CSAV, 1966. P. 458—464. — *Fairbrothers D. E.* Perspectives in plant taxonomy // Ann. Mo. Bot. Gard. 1977. Vol. 64. P. 147—160. — *Fairbrothers D. E.* Evidence from nucleic acids and protein chemistry, in particular serology, in angiosperm classification // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3, N 1. P. 35—41. — *Gadella Th. W. J.* Some notes on the delimitation of genera of *Campanulaceae.* 1 // Konigl. Nederl. Acad. Wetensch. Amsterdam Proc. Ser. C. 1966. Vol. 69. P. 502—521. — *Gorovoi P. Gp., Ponomarchuk G. I., Strigina L. I.* A chemotaxonomical study of Russian Far-Eastern *Campanulaceae* // Phytochemistry. 1971. Vol. 10. P. 2419—2423. — *Itzhaki R. F.*, *Grill D. M.* A micro-biuret method for estimating of proteins // Anal. Biochem. 1964. Vol. 9, N 4. P. 401—410. — *Jensen U.* The interpretation of comparative serological results // Chemistry in botanical classification. Proc. 25th Nobel Symp. Sweden: Acad. Press, 1973. P. 217—226. — *Schönland S. Campanulaceae* / Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1889. Bd 4, Hf 5. S. 40—70.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 19 I 1990

SUMMARY

The genera *Phyteuma, Asyneuma, Sergia, Cryptocodon, Cylindrocarpa, Legousia, Petromarula* and *Trachelium* included by modern taxonomists in the tribe *Phyteumateae* and some species of the tribe *Campanuleae* were studied by three serological methodics. We concluded that the genera *Phyteuma, Asyneuma, Sergia, Petromarula* and *Cryptocodon* form the closely related group clearly delimited from the studied species of the tribe *Campanuleae. Cylindrocarpa* occupies an intermediate position between the main group of the *Phyteumateae* and the *Campanuleae* species studied; far less was it related to *Legousia. Legousia* showed great difference from genera of both *Phyteumateae* and *Campanuleae. Trachelium* is also isolated from the main group of *Phytemateae,* it displays the close relation with *Campanula latifolia.*

УДК 581.5
© 1991

В. С. Ипатов, Г. Г. Герасименко, В. И. Трофимец

СУХИЕ СОСНОВЫЕ ЛЕСА НА ПЕСКАХ КАК ОДИН ТИП ЛЕСА

V. S. IPATOV, G. G. GERASIMENKO, V. I. TROFIMETZ. DRY PINE FOREST ON SAND AS A SINGLE FOREST TYPE

В предложенную схему динамики лесных сообществ включены все возможные стадии лесного сообщества: образованные коренной или производными породами, восстанавливающиеся после деструкции с разной плотностью древостоя или с первых стадий развития (когда сообщество полностью уничтожено). Показаны теоретические возможные ряды развития нарушенных сообществ. Приводится описание всех стадий развития сухих сосняков на песках, изучены сосняки восточного побережья Ладожского озера.

Одной из кардинальных задач лесоведения является дальнейшее развитие учения о типе леса. У лесоведов разных исторических периодов и направлений не существует однозначного понимания типа леса. В современной трактовке типа принимается во внимание по крайней мере два общепризнанных момента: к одному типу относятся насаждения, во-первых, находящиеся в одинаковых условиях местообитания и, во-вторых, имеющие сходную динамику во времени. Среди наиболее свежих публикаций это отражено в определении типа леса Л. П. Рысина (1983 : 3): тип леса — это совокупность лесных биогеоценозов (участков леса), объединенных общностью условий местообитания и трансформирующихся в процессе своего естественного развития в один и тот же коренной тип лесных биогеоценозов. В определении имеет место отражение того факта, что формирование, развитие, восстановление лесных сообществ происходят адекватно условиям среды. Очевидно также, что тип леса может включать в себя насаждения, образованные разными древесными породами, в тех случаях, когда в процессе развития происходит смена пород. Отсюда возникает необходимость использования типологической единицы более низкого ранга — типа насаждения, объединяющего лесные участки со сходными условиями местообитания и одним и тем же эдификатором (одной или несколькими породами).

Как известно, эколого-динамические принципы типологии получили наиболее последовательное развитие в работах Б. П. Колесникова (1958а, б, 1974 и др.) и его учеников (Колесников, Смолоногов, 1960; Васильев, Колесников, 1962; Зубарева, 1967; Фильрозе, Колесников, 1973, и др.). Вместе с тем в схеме типа леса Колесникова не нашли отражения ряды восстановления при нарушениях сообществ. Недостаточное внимание уделяется особенностям развития травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

На основании изучения нескольких типов сосновых и еловых лесов Северо-Запада РСФСР мы разработали принципы динамической типологии этих лесов. В настоящей работе делается попытка применить их к сухим соснякам на песках.[1]

---

[1] В этой статье мы помещаем некоторые определения понятий и терминов, изложенные ранее В. С. Ипатовым (1990), которые необходимы для понимания сути динамического подхода.

Тип леса представляет собой абстрактную динамическую систему. Элементы этой системы — стадии (фазы), последовательно сменяющие друг друга в рядах или циклах развития, восстановления, флуктуаций сообществ. В последовательных по времени стадиях осуществляется преемственность состава и сложения сообществ. Ряды и циклы развития одного типа леса объединяют общие тенденции к формированию одинаковых климаксовых сообществ. Предполагается, что в сходных условиях экотопа [2] в силу того что формирование биотопа [3] происходит в целом одинаково, в конечном счете формируются сходные сообщества с эдификаторами, наиболее полно отвечающими условиям среды и возможностям флоры.

Таким образом, реально к одному типу леса относятся сообщества, произрастающие в сходных экотопах и имеющие общий климаксовый эдификатор (одну породу или одну и ту же комбинацию пород). Состояния же сообществ одного типа (лесообразующие породы, плотность древостоя, его возраст, бонитет на ранних этапах развития древостоя, характер напочвенного покрова и другие признаки) могут существенно различаться. Однако для полной характеристики типа, раскрытия его содержания двух признаков — сходства экотопов и общности климаксовых эдификаторов — недостаточно. Недостаточно и набора описаний всех состояний типа. Для того чтобы тип имел прогностическую (а значит и практическую) ценность, необходимо упорядочить описания состояний сообществ в динамические сходящиеся ряды (сети). Только когда будут восстановлены по описаниям состояний все динамические процессы, можно окончательно ограничить параметры экотопа данного типа леса. Априорные, заранее заданные прямые оценки экотопа, скажем, по инструментальным измерениям (например, механический состав почвы, гидрологический режим и т. п.) могут быть только предварительными критериями сходства экотопов. Окончательные диагностические оценки экотопа данного типа складываются из откорректированных значений предварительных оценок и введенных дополнительно (после описания типа) новых признаков.

Объектом исследования являются растительные сообщества, представленные конкретными участками леса в определенный момент времени (момент описания). Эти объекты мы назовем состояниями. Состояния, сходные в основных существенных чертах, объединяются в стадии (фазы). Стадия — тип состояния сообществ в циклах и рядах развития, в рядах восстановления. К одной стадии относятся состояния сообществ, идентичные по составу и состоянию видов, по возрастной стадии развития эдификатора, по его жизненности (бонитету), по сложению в пространстве (однородность, однотипность, клинальность). Все динамические изменения реализуются через сезонные состояния сообществ и флуктуации. Сезонные стадии образуют сезонные циклы. Флуктуационные стадии образуют флуктуационные циклы. Любое развитие, любые ряды состоят из этих циклов. На практике в типологических работах, особенно в таежных лесах, их можно не принимать во внимание.

Для лесов, древостой которых сформирован коренной породой (например, ельников, сосняков в сухих местообитаниях), может быть сконструирован экотопический климаксовый цикл. Цикл представляет собой последовательность стадий в связи с развитием древостоя и сменой поколений без каких-либо внешних нарушений на протяжении жизни нескольких поколений основной лесообразующей породы. При этом важно отметить, что древостой на всех стадиях развивается с предельно возможной для данного экотопа густотой. С большой вероятностью можно утверждать, что на одном и том же участке климаксовый цикл не реализуется полностью, так как различного рода природные и антропогенные нарушения можно рассматривать как постоянно действующий фактор. Поэтому можно считать, что экотопический климаксовый цикл идеализирован и имеет теоретическое значение: служит для ясного понимания динамических закономерностей. Одним из важных признаков сообщества, развивающегося в рамках климаксового цикла, является разновозрастность древостоя без четкого разделения на поколения (ярусы).

---

[2] Под экотопом мы понимаем совокупность факторов абиотической среды, не изменяющихся под влиянием сообществ (климат, рельеф, гидрологический режим, механический состав почв, почвообразующие породы и др.).

[3] Биотоп — совокупность абиотических факторов среды, трансформируемых сообществом (мощность подзолистого горизонта, кислотность верхних почвенных горизонтов, содержание гумуса, валовых и подвижных форм азота, фосфора, калия и др.).

Для производных лесов вводится понятие биотопического климакса. Он включает стадии развития производных пород, когда древостой полностью развит и реализовал все свои возможности в формировании биотопа как эдификатор, а сменяющая коренная порода еще отсутствует или не проявила свои эдификаторные свойства.

Как уже отмечалось, практически все лесные сообщества претерпевают изменения в своем развитии, связанные с различного рода внешними воздействиями. Довольно часто воздействия неоднократны даже на протяжении жизни одного поколения древостоя. Они различны по характеру, силе, последствиям, оказываемым на сообщество, и вызывают разнообразные отклонения от климаксового цикла. На рассмотрении возможных отклонений остановимся более подробно.

Сильные внешние воздействия приводят к разрушению, или деструкции, растительного сообщества. Деструкция может быть полной, когда уничтожаются и древостой, и напочвенный покров, или частичной — при разрежении древостоя и полном или частичном разрушении напочвенного покрова. Деструкция приводит к тому, что лесные сообщества на протяжении длительного времени, возможно, даже нескольких поколений основной породы развиваются отлично от климаксового цикла. Они проходят стадии восстановления, образующие демутационные ряды, до полного соответствия экотопическому климаксовому циклу или биотопическому климаксу.

Первые стадии демутационного ряда — стадии релаксации. Они представляют собой стадии постепенного перехода из нарушенного после деструкции равновесия между верхним и нижним ярусами в сообществе в равновесное состояние. Демутационные ряды разделяются на два типа: нормальные демутационные и аберрационно-демутационные (от лат. aberratio — уклонение). Нормальный демутационный ряд включает в себя стадии с предельно возможной для данных условий местопроизрастания плотностью древостоя. Это нормальные насаждения по терминологии лесоведов. Аберрационно-демутационный ряд представляет собой ряд восстановительных стадий с изреженным древостоем. Плотность древостоя, прежде всего в эдификаторном ярусе, меньше нормальной.

Аберрационно-демутационный ряд может переходить в нормальный демутационный благодаря, в частности, тому, что при изреженном древостое конкуренция менее напряжена, элиминируется меньшее число особей, чем в плотных древостоях, и на определенных возрастных стадиях плотность деревьев оказывается соответствующей норме. Нормальный демутационный ряд при отсутствии нарушений извне по мере развития древостоя и возникновения его разновозрастности переходит в экотопический климаксовый цикл.

Развитие сообществ в аберрационном ряду может привести к экотопическому климаксовому циклу непосредственно, без нормального демутационного ряда. Такой вариант возможен, когда в древостое имеется несколько достаточно разреженных поколений, и появляется новое поколение с бо́льшей плотностью, способное взять на себя эдификаторные функции. По-видимому, нельзя исключать из рассмотрения и такую ситуацию, при которой увеличивающаяся по мере развития насаждения разновозрастность древостоя, даже при малой плотности всех его поколений, в какой-то момент времени даст суммарный эдификаторный эффект, равный эффекту одного предельно плотного поколения.

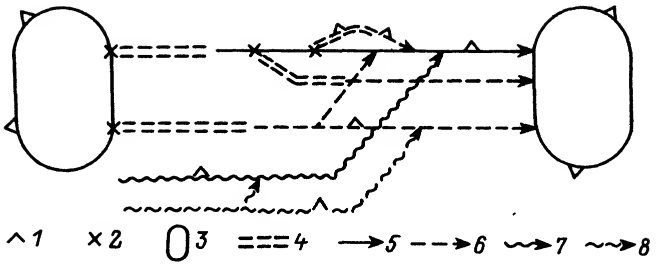


Рис. 1. Схема типа леса.

1 — флуктуация; *2* — деструкция; *3* — экотопический климаксовый цикл; *4* — ряд релаксации; *5* — нормальный демутационный ряд; *6* — аберрационный ряд; *7* — демутационно-инициальный ряд; *8* — аберрационно-инициальный ряд.

Такие сообщества также будут развиваться по климаксовому циклу сразу же после аберрационного ряда.

Максимально сильные воздействия извне приводят к полному уничтожению растительности. Во вновь возникающем напочвенном покрове появляются виды, характерные для иных типов растительности. Эти стадии развития образуют инициальный ряд. Инициальные ряды в отличие от демутационных не имеют «наследства» от предыдущих состояний леса. Существуют они непродолжительное время, до тех пор, пока возобновляющийся древостой не достигнет стадии подроста, когда можно обоснованно судить о его плотности. Если плотность древостоя предельно возможная для данных условий местопроизрастания, то стадии развития таких насаждений образуют инициальный нормальный демутационный ряд. При меньшей плотности древостоя мы имеем дело с инициальным аберрационным рядом развития. Когда признаки инициальных рядов исчезают, развитие переходит соответственно в нормальный демутационный или аберрационный ряды (инициальный аберрационный ряд может перейти также в инициальный нормальный демутационный при незначительном изреживании в результате конкуренции).

Эти возможные пути развития лесных сообществ мы попытались изобразить схематически (рис. 1). Понятно, что в данном случае речь идет о таких типах леса, в которых все процессы динамики происходят без смены пород. В исследуемом нами районе (Северо-Запад РСФСР) это прежде всего сосняки на сухих и бедных почвах, скальные и заболоченные сосняки. В остальных же типах леса процесс восстановления коренной эдификаторной породы идет с помощью других (производных) древесных пород. Те стадии развития, в которых эдификатором сообщества является производная древесная порода, образуют тип насаждения. Основная древесная порода на стадиях биотопического климакса либо полностью отсутствует, либо находится на начальных стадиях возрастного развития и еще не проявила себя как эдификатор. Производная порода на стадиях биотопического климакса реализует все свои эдификаторные возможности в формировании биотопа и в целом сообщества.

Таким образом, тип насаждения включает в себя все стадии развития, приводящие к биотопическому климаксу. Тип леса может состоять из одного типа насаждений (пример — сухие сосняки на песчаных почвах) или из нескольких типов насаждений (пример — осинники, березняки и ельники, объединенные заключительной стадией развития — ельниками и, разумеется, одним экотопом). Восстановление одного и того же экотопического климаксового цикла в одном и том же экотопе может идти через разные древесные породы. Схема типа леса при смене эдификаторов изображена на рис. 2.

Развитие производной породы начинается, как отмечалось, после полного уничтожения основной породы, т. е. производная порода выступает как эдификаторная уже на ранних этапах своего развития. В зависимости от

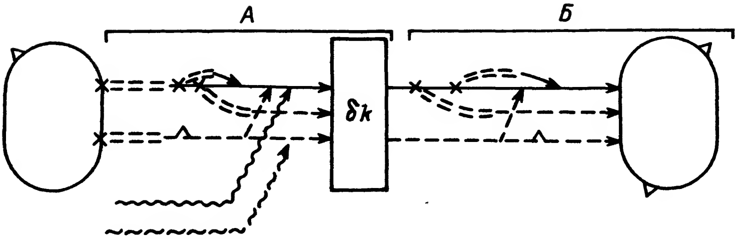


Рис. 2. Схема типа леса при смене эдификаторов.

А — демутационные ряды производной эдификаторной породы (тип насаждения), *Б* — демутационные ряды коренной эдификаторной породы (тип насаждения); *бк* — биотопический климакс. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 1.

плотности древостоя могут реализовываться нормальный демутационный или аберрационный ряды. Формирование производного сообщества может начаться после уничтожения всех следов предыдущего сообщества — развитие начинается с инициальных стадий. В целом ход развития производного сообщества до полного формирования биотопического климакса (рис. 2, ряды *А*) полностью повторяет схему развития типа, изображенного на рис. 1. Как правило, на стадиях биотопического климакса (а может быть и ранее) появляется коренная древесная порода. В определенный период развития сообщества она становится эдификатором, сообщество развивается по нормальному демутационному или аберрационному ряду (рис. 2, ряды *Б*) и переходит в экотопический климаксовый цикл.

Заметим далее, что основные рассмотренные выше типологические термины можно сопоставить с общепринятыми геоботаническими терминами. Так, стадия динамического ряда представляет собой ассоциацию. Ассоциации, образующие динамический ряд, приводящий к биотопическому климаксу, образуют биотопическую систему ассоциаций — тип насаждения. Совокупность биотопических систем ассоциаций, объединенных одним и тем же экотопическим климаксом, представляет собой экотопическую систему ассоциаций — тип леса.

Предложенная концепция типа леса сложна и трудоемка для реализации. Заранее заданные признаки экотопа являются лишь предварительными и корректируются после построения рядов динамики. Биотоп изменяется по мере развития сообщества, существенные изменения по этой причине претерпевает напочвенный покров (вплоть до смены видов разных жизненных форм). Изменяется и жизненность (бонитет) древостоя.

Образ типа леса несколько идеализирован. Не для всех типов леса предложенная схема полностью реализуется. Некоторые стадии развития могут оказаться достаточно редкими или вовсе отсутствовать в исследуемом районе. Нельзя не учитывать тот факт, что в пределах ареала типа леса могут быть встречены географические варианты типа, различающиеся между собой.

Динамическое описание типа леса может быть как прямым, так и косвенным: путем сопоставления описаний лесного участка, сделанных в разное время, и сопоставления описаний разных участков в тождественных условиях среды. Фактически речь идет о монографическом описании и изучении каждого типа леса.

Далее мы переходим к описанию сухих зеленомошно-лишайниковых сосняков на песках с использованием изложенных принципов. Исследования проводились на восточном побережье Ладожского оз. в Олонецком р-не Карельской АССР между поселками Видлица и Тулокса. Экотоп изучаемых сосняков территориально четко ограничен: сообщества разместились на узкой прибрежной полосе шир. ок. 500—1000 м и дл. 12 км. Под действием постоянно дующих с Ладожского оз. ветров сформировался дюнный ландшафт, представляющий собой систему дюн из 6—8 гряд, протянувшихся с северо-запада на юго-восток. Превышения высот вершин дюн над междюнными понижениями составляют от 1 до 5 м.

ТАБЛИЦА 1

Сравнение некоторых почвенных показателей в разных формах рельефа

Почвенные показатели	Вершина	Понижение
Содержание «физической» глины в аккумулятивно-подзолистом горизонте, %	2.59±0.12	2.77±0.14
Содержание «физической» глины в материнской породе, %	1.00±0.07	1.07±0.09
Содержание углерода в аккумулятивно-подзолистом горизонте, %	1.07±0.20	1.14±0.11
Содержание углерода в иллювиальном горизонте, %	0.33±0.03	0.46±0.05
Кислотность, $pH_{водн.}$ аккумулятивно-подзолистого горизонта	3.98±0.19	3.77±0.16
Кислотность $pH_{водн.}$ материнской породы	5.06±0.14	5.13±0.13

Почвы относятся к поверхностно-подзолистым. Почвенный профиль слабодифференцированный, маломощный, 60—80 см. Мощность подстилки (A_0) варьирует от 0.5 до 10 см. Под ней обычно залегает подзолисто-аккумулятивный горизонт (A_1A_2) серого цвета мощностью 2—5 см, загрязненный грубым органическим веществом и горелыми остатками. Иногда горелые остатки загрязняют и верхнюю часть иллювиального горизонта. Тогда эта прослойка выделяется в самостоятельный горизонт (AB). Под горизонтом A_1A_2 или AB залегает иллювиальный горизонт (B) буровато-желтого или охристого цвета. Постепенно (на глубине 50—80 см) он переходит в почвообразующую породу более светлого цвета (C).

Весь профиль песчаный, его верхняя часть содержит 2—4 % «физической» глины, с глубиной ее содержание падает до 1—2 %, т. е. пески рыхлые. Преобладают мелко- и среднезернистые песчаные фракции. Содержание гумуса в верхнем горизонте составляет 1—3 % и с глубиной резко падает. Весь профиль имеет кисло-нейтральную реакцию с максимумом в подстилке (3.0—3.8). Содержание азота в минеральных горизонтах незначительно (0.02—0.05 %), отношение углерода к азоту в подстилке (C : N=40—50) свидетельствует о бедности почв.

Почвенно-грунтовые условия в разных элементах рельефа дюнного ландшафта остаются одинаковыми. В табл. 1 мы приводим значения основных почвенных показателей на вершинах дюн и в междюнных понижениях. Представленные средние значения рассчитаны по 8—15 значениям. Сравнение средних показало, что различия почвенных показателей (при уровне значимости 0.05) недостоверны.

В исследуемом районе встречены древостои практически всех градаций возраста. По возрастной структуре это одновозрастные и ступенчато-одновозрастные древостои. Наиболее старые деревья (200 и более лет) встречаются поодиночке или небольшими группами на первой от Ладоги закрепленной дюне. Насаждения 120—140-летнего возраста нормальной плотности занимают сравнительно небольшие пространства. Значительные площади приходятся на редкостойные приспевающие насаждения со вторым ярусом из сосны 30—40-летнего возраста. Причем деревья второго яруса образуют, как правило, островки (площадью от 10 до 300 м^2) значительной плотности. Молодняки представлены довольно широко, они существенно различаются по плотности. 60—80-летние древостои имеют меньшую амплитуду варьирования и встречаются нечасто.

Для характеристики хода роста древостоя в целом мы воспользовались данными о годичном приросте 100 господствующих модельных деревьев. При 10-балльной шкале оценки по приросту радиуса (Ипатов, Герасименко, 1988) древостой имеет средний бонитет 5.2.[4] Значения бонитета по пятилетиям варьируют от 4.8 до 6.2. Причем бонитет закономерно, хотя и незначительно, уменьшается в период роста от 10 до 90 лет и далее остается неизменным. По-видимому, экотоп изучаемых сообществ благоприятен для развития древостоев лишь на первых этапах, затем возможности экотопа становятся недостаточными для поддержания заданного уровня развития, бонитет несколько снижается и становится константным на более низком уровне.

Нельзя не упомянуть о том, что в изучаемых сообществах нами обнаружены единично расположенные ели. Они приурочены, как правило, к 1-й дюне, где встречаются наиболее старые сосны и плотность древостоя приближается к нормальной. Возраст ели — 30—40 лет, средняя выс. — 6 м, средний диам. — 6.5 см. Мы исследовали ход роста 10 модельных деревьев ели. Было обнаружено, что бонитет деревьев значительно снижается с возрастом: в 20-летнем возрасте его среднее значение — 7.2, в 25-летнем — 6.0, в 30-летнем — уже 5.3. Мы предполагаем, что падение бонитета должно наблюдаться и далее. Ель в сухих сосняках развивается удовлетворительно лишь до тех пор, пока корневая система локализована в подстилке — наиболее влажном и богатом горизонте. По мере роста ели и углубления ее корневой системы условия ухудшаются, ель переходит в угнетенное состояние и постепенно выпадает из древостоя. Следует отметить, что любой пожар, даже беглый, приводит к полному уничтожению ели.

Как уже отмечалось, особенностью изучаемого района является наличие более или менее выраженного дюнного рельефа. Молодняки на вершинах дюн и в понижениях различаются: на вершинах древостой реже, в понижениях более плотный и лучшей жизненности. Средневозрастные и спелые древостои во всех элементах рельефа имеют практически одинаковые характеристики. Несмотря на то что по почвенным показателям различия на вершинах дюн и в понижениях не обнаружены (табл. 1), некоторые экотопические различия все же имеются. В междюнных понижениях выше влажность воздуха и почвы, меньше разница максимальных дневных и ночных температур, больше запасов весенней влаги, при обильных дождях возможно, хотя и незначительное, стекание воды по подстилке со склонов. Все это приводит к тому, что показатели плотности молодняков, а также высоты и диаметра деревьев в понижениях выше, чем на вершинах. Проведенные исследования (Герасименко, Ипатов, 1989) показали, что указанные различия древостоев нивелируются, начиная примерно с 30-летнего возраста. Можно заключить, что благодаря эдификаторной роли сосны в разных элементах дюнного рельефа создается одинаковый биотоп, и различия сообществ, выраженные на первых этапах развития древостоев, исчезают.

Мохово-лишайниковый покров образован в основном зелеными мхами *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* и кустистыми лишайниками *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. Мы выделяем 4 типа синузий: лишайниковый, зеленомошный, мохово-лишайниковый крупнопятнистый и лишайниково-моховой мелкопятнистый. Наличие того или иного типа обусловлено степенью освещенности напочвенного покрова (Ипатов, Тархова, 1983) и его предшествующим состоянием.

Лишайниковый покров образуется исключительно в условиях максимальной освещенности, сквозистость древесного полога 80—95 %. Такие условия создаются в насаждениях, древостой которых крайне изрежен, кроны деревьев редкие, а также на вершинах дюн. Полностью зеленомошный покров характерен для насаждений с минимальной сквозистостью полога 25—30 %. Такая сквозистость отмечена в сообществах с большой плотностью древостоя, в сообществах с хорошо развитым вторым ярусом, в междюнных понижениях.

---

[4] Принята обратная нумерация классов бонитета (по сравнению с традиционной). Чем больше значение класса, тем выше бонитет.

Смешанные зеленомошно-лишайниковые синузии встречаются в зоне совпадения экологических амплитуд зеленомошных и лишайниковых синузий, в диапазоне сквозистости древостоя от 30 до 80 % (Ипатов, Кирикова, 1981). Наличие крупнопятнистых зеленомошно-лишайниковых синузий мы связываем с процессом уменьшения сквозистости древесного полога, т. е. с затенением. Когда сквозистость уменьшается до 70—80 %, в лишайниковом покрове появляются пятна зеленого мха, которые при дальнейшем уменьшении сквозистости активно разрастаются до образования сплошного ковра. Мелкопятнистые лишайниково-зеленомошные синузии возникают в зеленомошном покрове при увеличении сквозистости. Лишайники поселяются на моховом покрове отдельными «веточками» и мелкими латками, и даже при резком осветлении увеличение лишайниковых пятен происходит крайне медленно.

Травяно-кустарничковый ярус не отличается большим разнообразием. Однако виды, его образующие, различаются по своим экологическим и фитоценотическим характеристикам. Достаточно условно мы выделили 3 группы видов. К 1-й отнесены виды, характеризующие демутационные стадии развития сообществ. Это *Arctostaphylos uva-ursi, Chamerion angustifolium, Festuca ovina, Rumex acetosella, Thymus serpyllum* и некоторые другие. Во 2-ю группу включены виды, встреченные в сообществах, длительное время развивающихся без нарушений: *Calluna vulgaris,*[5] *Empetrum nigrum, Vaccinium vitis-idaea.* 3-ю группу образуют виды, характеризующие климаксовое состояние сухих сосняков: *Convallaria majalis, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Majanthemum bifolium, Linnaea borealis.*

Следует отметить, что подавляющее большинство исследованных сообществ имеет более или менее выраженные следы различного рода воздействий: пожаров, ветровалов, рубок ухода (выборочных и сплошных), вытаптывания.

Приступаем далее к рассмотрению собственно динамической схемы сухих сосняков. Экотопический климаксовый цикл представлен в исследованном районе лишь фрагментарно. Его образуют стадии сообществ, встреченных на первой от озера закрепленной сглаженной дюне с наименее нарушенным покровом. Однако и в этих сообществах (в годы описания и предыдущие) первые поколения древостоя были частично уничтожены выборочными рубками и ветровалом. Сохранившиеся сосны достигают примерно 140-летнего возраста (отдельные деревья — 200-летнего) и относятся к 6—7-му классам бонитета (бонитет оценивается по: Ипатов, Герасименко, 1988).[6] Встречаются единичные ели 30—40 лет, выс. до 2 м. Основной древостой образован 30—60-летними соснами 6—8-го классов бонитета и имеет значительную плотность (4 тыс. деревьев на 1 га).

В травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах наряду с видами, характерными для всех сухих сосняков, встречаются виды, подтверждающие принадлежность этих стадий к экотопическому климаксовому циклу. К ним относятся: *Linnaea borealis, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus, Majanthemum bifolium, Pteridium aquilinum, Hylocomium splendens.* Встречаемость этих видов не высока. Они образуют одновидовые пятна (иногда с участием *Vaccinium vitis-idaea, Empetrum nigrum*) небольших размеров (10—100 м^2) с проективным покрытием 10—20 % (исключение составляет *Vaccinium myrtillus* с проективным покрытием до 70 %). Возможность поселения этих видов, характерных в большей степени для еловых лесов, создается благодаря наличию сравнительно мощной моховой подстилки (4—8 см), прикрытой плотным моховым покровом, сохраняющим бо́льшую влажность, чем под лишайниковым покровом (Ипатов, Трофимец, 1988).

---

[5] *Calluna vulgaris* появляется на первых стадиях демутации (после пожара) и сохраняется до климаксового состояния сообщества.

[6] Здесь и далее бонитет определяется по господствующим деревьям.

Таким образом, основными признаками, определяющими принадлежность сообщества к экотопическому климаксовому циклу, мы считаем разновозрастность древостоя, присутствие единичных елей, наличие достаточно мощной подстилки и видов «еловой» группы в травяно-кустарничковом ярусе.

В изучаемом районе практически полностью реализуется нормальный демутационный ряд, объединяющий стадии с предельно возможной для данных условий экотопа плотностью древостоя. Этот ряд возникает после различного рода деструкций: рубок выборочных и сплошных (в последнем случае сильно разрушается напочвенный покров), низовых пожаров (уничтожается напочвенный покров, возобновление и подрост сосны (Герасименко, Ипатов, 1984)), выпадения значительной части деревьев в результате естественного старения и ветровалов.

Наибольшая трансформация сообщества наблюдается после сплошной рубки. Создаются условия, благоприятные для поселения и успешного развития видов, характерных для нарушенных местообитаний, таких как *Chamerion angustifolium*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Rumex acetosella*, *Rubus idaeus*, *Antennaria dioica*, *Thymus serpyllum*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, бокальчатые кладонии и др. Эти виды создают более или менее четкую пятнистость, имеют значительное обилие и хорошую жизненность по крайней мере до появления сосны. Виды, встречающиеся в ненарушенных сообществах на открытых и сухих местах, имеют на вырубке вполне удовлетворительную жизненность. К ним можно отнести *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Festuca ovina*, *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Dicranum polysetum*, виды родов *Cladonia* и *Cladina*. Явно ухудшается состояние *Vaccinium myrtillus* и *Pleurozium schreberi*, эти виды сохраняются только при наличии хотя бы частичного затенения по краю вырубки или рядом с более высокими травами и кустарничками.

На вырубках, в послепожарных сообществах, на открытых участках после выпадения древостоя в определенные годы при наличии полноценных семян и благоприятных климатических условий наблюдается достаточно активное возобновление сосны. По нашим данным, наибольшая плотность возобновления (от 0.5 до 7—10 особей сосны на 1 м^2) зафиксирована на лишайниковом ковре и на участках с пятнистым мертвым покровом и остатками мхов и лишайников. Для этого района В. С. Ипатов и И. Н. Голубицкая (1987) приводят следующее соотношение встречаемости возобновления на лишайниковом, зеленомошном и зеленомошно-лишайниковом покровах: 1.0 : 0.4 : 1.3. На местах с наиболее плотным возобновлением сосны начинают формироваться сообщества, представляющие собой начальную стадию нормального демутационного ряда. Если эти сообщества развиваются на вырубках или гарях, то они принадлежат к стадии релаксации до тех пор, пока в них не сформируется полностью соответствующий древостою напочвенный покров. Во всех сообществах нормального демутационного ряда при достижении древостоем 20—40-летнего возраста образуется чистый зеленомошный покров.

Для рассмотрения особенностей развития нормального демутационного ряда (и других рядов) мы условно выделили возрастные стадии продолжительностью в 20 лет, характеристика этих стадий приводится в табл. 2. Можно констатировать, что такой важный показатель сообщества, как бонитет древостоя, с возрастом не изменяется, варьирует в пределах ряда незначительно (от 3.5 до 5.0). Мощность подстилки также не связана с возрастом деревьев (4.5—7.0 см). Плотность древостоя закономерно уменьшается в связи с естественным процессом самоизреживания. Сквозистость древостоя постепенно увеличивается, что объясняется тем же самоизреживанием и отсутствием подроста.

ТАБЛИЦА 2

Основные показатели возрастных стадий нормального демутационного ряда

Возрастная стадия	Плотность древостоя, шт. на га	Сквозистость древесного полога, %	Общий бонитет по радиусу	Мощность подстилки, см
20—40	24 000	30	5.0	5.0
40—60	7500	35	4.3	7.0
60—80	1400	38	4.8	5.0
100—120	1100	50	3.5	5.0
120—140	900	50	4.6	4.5

Примечание. Сообщества стадии 80—100 лет в изученном районе отсутствуют.

ТАБЛИЦА 3

Основные показатели возрастных стадий аберрационного ряда

Возрастная стадия	Плотность древостоя, шт. на га	Сквозистость древесного полога, %	Общий бонитет по радиусу	Мощность подстилки, см
20—40	5000	78	5.5	2.1
40—60	4500	46	5.2	1.0
60—80	1000	48	4.7	1.5
100—120	800	50	4.0	1.0
120—140	700	56	4.0	0.5

Остановимся кратко на характеристике особенностей напочвенного покрова разных возрастных стадий нормального демутационного ряда. Молодняки исключительно зеленомошные, моховой покров образован *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, лишайники отсутствуют. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium vitis-idaea* и местами *Empetrum nigrum*. На следующей стадии (40—60 лет) никаких изменений с напочвенным покровом не происходит. В сообществах с возрастом древостоя 60—80 лет зафиксировано появление *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и *C. stellaris*, которые имеют проективное покрытие 5—7 % (*Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* — до 95 %) и образуют мелкие латки (примерно 10×10 см^2). Покрытие травяно-кустарничкового яруса (в основном также из *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum*) достигает, как и на предыдущей стадии, 30 %. Такое состояние напочвенного покрова сохраняется до 120-летнего возраста древостоя. Далее количество латок лишайника возрастает (особенно в местах бóльшей освещенности), увеличиваются их размеры (до 0.5 м^2), покрытие достигает 10—15 %. В таких сообществах создаются условия для возобновления сосны. При благоприятном стечении обстоятельств в окнах с максимальной освещенностью образуются островки достаточно плотного возобновления. При выпадении отдельных деревьев окна увеличиваются в размерах, образуются новые островки и т. д. В результате сообщество переходит в стадию экотопического климаксового цикла. Если же деревья второго поколения распределяются по площади сообщества разреженно и случайно, то на протяжении развития этого поколения (до появления третьего) сообщество будет проходить стадии нормального демутационного ряда. С появлением подроста сообщество будет развиваться по экотопическому климаксовому циклу. Отметим еще раз, что развитие сообществ происходит без каких-либо деструкций (исключая выпадение отдельных деревьев).

Демутационный ряд, объединяющий стадии с наиболее изреженным древостоем, мы называем аберрационным. Заметим, что минимальная плотность древостоев этих стадий создается изначально, с момента появления возобновления. В табл. 3 приводятся некоторые количественные характеристики стадий аберрационного ряда. Плотность древостоя по мере роста деревьев уменьшается так же, как и в нормальном демутационном ряду; идет процесс самоизреживания, однако активность его низка. Сквозистость древостоя на первой возрастной стадии значительна, далее она резко снижается и на всех других стадиях остается константной, что связано с разрастанием крон деревьев. Бонитет разных стадий аберрационного ряда варьирует незначительно и не отличается от бонитетов нормального демутационного ряда. Мощность подстилки 1—2 см, ниже, чем в нормальном демутационном ряду.

Мохово-лишайниковый покров образован *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. К ним в незначительном количестве иногда примешиваются бокальчатые кладонии, *Polytrichum piliferum* и *Dicranum polysetum*. В травяно-кустарничковом покрове, проективное покрытие которого может достигать 15—20 %, встречаются *Calluna vulgaris, Empetrum nigrum, Arctostaphylos uva-ursi, Festuca ovina, Vaccinium vitis-idaea*. Такой характер напочвенного покрова сохраняется примерно до 80—100-летнего возраста древостоя. Далее в этих сообществах появляется, как правило, обильное возобновление сосны. По мере развития возобновления происходит смена лишайников на зеленые мхи. *Pleurozium schreberi* возникает в местах наибольшего затенения, интенсивно разрастаясь и образуя пятна размером до 0.5 м^2. Таким образом, для стадий 100—120 и 120—140 лет характерен лишайниковый покров с участием *Pleurozium schreberi* (проективное покрытие 5—7 %). Следует заметить, что такие сообщества в дальнейшем (когда образуется новый ярус древостоя) при отсутствии деструкций перейдут в стадии нормального демутационного ряда и экотопического климаксового цикла с формированием мохового покрова.

Остановимся далее на рассмотрении последствий наиболее сильных деструкций, когда происходит полное уничтожение всего сообщества и верхних почвенных горизонтов. Такие нарушения имеют место при концентрированных рубках, извлечении пней, когда используется мощная лесозаготовительная техника (гусеничные тракторы), уничтожающая поверхностный слой почвы, а также в результате сильных верховых пожаров. В этих случаях вырубку или гарь следует считать началом инициального ряда. В изучаемом районе обнаружены участки, где древостой уничтожен полностью, а напочвенный покров сохранился лишь частично, есть также отдельные небольшие полностью нарушенные участки. Они могут оставаться незаселенными растительностью довольно продолжительное время. Пионерами зарастания на них можно считать *Chamerion angustifolium, Lerchenfeldia flexuosa, Thymus serpyllum, Arctostaphylos uva-ursi, Festuca ovina*. Показано, что *Festuca ovina*, обильно разрастаясь на первых, инициальных, стадиях, впоследствии значительно сокращает свое покрытие, способствуя более интенсивному росту в зоне своего влияния бокальчатых и кустистых лишайников (Самойлов, 1980; Самойлов, Тархова, 1984). На следующих стадиях в напочвенном покрове появляются пионерные мхи *Ceratodon purpureum* и *Pohlia nutans*, затем *Polytrichum piliferum* и бокальчатые кладонии (Пушкина, 1960); создаются условия для возобновления сосны, формируются нормальный демутационный или аберрационный ряды.

Яркий пример другого инициального ряда представляют собой сообщества песчаных пляжей и авандюн побережья Ладожского оз. Выделяют 3 стадии инициального ряда, выраженные пространственно: 1 — глубококорневищные растения; 2 — плотнодерновинные и ивы; 3 — сосновый лес (Кирикова, Мишина, 1987). На 1-й стадии доминируют *Leymus arenarius, Calamagrostis epigeios, Lathyrus maritimus*; на 2-й — *Festuca ovina* и *Salix acutifolia*. На 3-й стадии в напочвенном покрове разреженных сосняков господствуют *Arctostaphylos uva-*

ursi, Empetrum nigrum, Thymus serpyllum. Поселение и разрастание лишайников следует считать началом стадии аберрационного ряда.

Нормальный демутационный и аберрационный ряды мы рассматриваем как крайние для данных условий экотопа. Все переходные состояния с промежуточными значениями плотности древостоя с большой вероятностью могут быть представлены в районе, для которого построены данные конкретные демутационные ряды. Теоретически таких состояний может быть достаточно много, на практике же в силу целого ряда случайных причин реализуется лишь небольшая их доля.

Наибольшее разнообразие значений плотности древостоя наблюдается на первых возрастных стадиях развития. Формирование древостоя с плотностью более низкой, чем в нормальном демутационном ряду, приводит к задержке зеленомошной стадии. Так, в сообществе с плотностью 10—15 тыс. деревьев на 1 га в 30-летнем возрасте отмечены диффузно разбросанные латки зеленого мха (размером до 1 м^2). Не происходит полной смены на зеленомошную стадию и в 60—80-летнем древостое при плотности 1200 экз. на 1 га. Проективное покрытие лишайников достигает здесь 25 %. Промежуточные состояния на последних возрастных стадиях варьируют еще в меньшей степени. Покров на этих стадиях зеленомошно-лишайниковый мелкопятнистый при отсутствии возобновления и лишайниково-зеленомошный крупнопятнистый при наличии подроста. В сообществах промежуточных стадий бонитет древостоя варьирует от 3.5 до 4.7.

Были описаны также сообщества, плотность древостоя в которых чрезмерно низка (на стадии 100—120 лет — 300 экз. на 1 га). Напочвенный покров в них чисто лишайниковый, имеется возобновление сосны (1 экз. на 1 м^2). Наличие старых пней свидетельствует о том, что в этих сообществах были проведены выборочные рубки. После них остались лишь угнетенные деревья. Такие сообщества — редины — хорошо диагносцируются по низким оценкам бонитета (2.6 — 3.0) и представляют собой, как и вырубки, начальную стадию демутационного ряда.

В начале статьи уже шла речь о том, что особенностью района является наличие дюнного рельефа. Указывалось также, что на характер роста древостоя его положение в элементе рельефа практически не влияет. В развитии же напочвенного покрова можно отметить некоторые особенности, выраженные на промежуточных стадиях, не относящихся к крайним демутационным рядам. Суть их сводится к тому, что в условиях промежуточных их значений сквозистости и плотности древостоя, особенно на поздних стадиях развития, на северных склонах дюн и в понижениях между дюнами задерживается зеленомошная стадия, на южных склонах и вершинах дюн — лишайниковая (Герасименко, Ипатов, 1989).

В заключение подчеркнем еще раз, что все рассмотренные выше сообщества относятся к одному типу леса — сухим соснякам на песчаных почвах. В этот тип входят сосняки и с чистым лишайниковым, и с чистым зеленомошным покровом, т. е. лишайниковые и зеленомошные сосняки — разные фазы единого процесса развития. Изученный тип леса представлен одним типом насаждения и несколькими растительными ассоциациями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев Н. Г., Колесников Б. П. Чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 147 с. — *Герасименко Г. Г., Ипатов В. С.* Влияние низовых пожаров на развитие сухих сосновых лесов на песчаных почвах // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. № 9, вып. 2. С. 32—36. — *Герасименко Г. Г., Ипатов В. С.* Формирование древостоя сосняка зеленомошно-лишайникового в условиях дюнного рельефа // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1989. № 10, вып. 2. С. 26—31. — *Зубарева Р. С.* Лесорастительные условия и типы темнохвойных лесов горной полосы Среднего Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. 1967. Вып. 53. С. 13—87. — *Ипатов В. С.* Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1380—1389. — *Ипатов В. С., Герасименко Г. Г.* Оценка жизненности деревьев и древостоев с помощью бонитировочных шкал // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1988. № 3, вып. 1. С. 32—38. — *Ипатов В. С., Голубицкая И. Н.* Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1987. № 17, вып. 3. С. 38—45. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова соснового бора // Экология. 1981. № 3. С. 39—45. — *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. № 1. С. 20—26. — *Ипатов В. С., Трофимец В. И.* Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках // Экология. 1988. № 1. С. 19—23. — *Кирикова Л. А., Мишина Т. Н.* Растительность песчаного побережья Ладожского озера. Олонецкий район КАССР // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1987. № 24, вып. 4. С. 24—31. — *Колесников Б. П.* О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР // Изв. СО АН СССР. 1958а. № 4. С. 113—124. — *Колесников Б. П.* Состояние советской лесной типологии и проблема генетической классификации типов леса // Изв. СО АН СССР. 1958б. № 2. С. 109—122. — *Колесников Б. П.* Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3—20. — *Колесников Б. П., Смолоногов Е. Н.* Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов зауральского Приобья // Тр. по лесному хозяйству Сибири. 1960. Вып. 6. С. 21—31. — *Пушкина Н. М.* Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапландского заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5—123. — *Рысин Л. П.* Современные проблемы лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. Львов: 1983. С. 3—4. — *Самойлов Ю. И.* Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 255—265. — *Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н.* Некоторые черты адаптивной стратегии *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) в лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 3. С. 295—304. — *Фильрозе Е. И., Колесников Б. П.* Основные итоги изучения лесов Ильменского заповедника // Тр. Ильменского заповедника. 1973. Вып. 10. С. 3—19.

Ленинградский государственный университет

Получено 11 III 1990

SUMMARY

All possible stages of forest communities are considered in the proposed dynamic scheme, those formed by the primary or secondary tree species and those restored after destruction having different densities of stands. The communities growing in similar ecotopes and possessing the common climax edificator should de referred to as one forest type. Theoretically possible series of development of forest communities without external influences and after different disturbances are demonstrated.

УДК 582.632.2(477) : 581.526.42
© 1991 г.

К. А. Волотовский, А. П. Чевычелов

КАМЕННОБЕРЕЗОВЫЕ ЛЕСА ЯКУТИИ

K. A. VOLOTOVSKY, A. P. CHEVYCHELOV. STONE-BIRCH FORESTS OF YAKUTIA

Приводятся географические, климатические, почвенные и геоботанические данные о формации каменноберезовых лесов из *Betula lanata* на северной границе ареала в пределах Якутии. Делается вывод о необходимости их охраны.

Каменноберезовые леса из *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. являются одной из самых малоизученных лесных формаций Якутии. Впервые каменная береза в Якутии была отмечена А. Л. Биркенгофом (1932а,б) на р. Томпо и в верхнем течении р. Индигирки,[1] где она «наблюдалась по приречным местам и горным склонам в виде небольших куртин, групп и единичных стволов, обычно совместно с ольховником и кустарниковыми ивами, не отличаясь от них высотой и диаметром». Более подробные сведения о южноякутских каменноберезовых лесах (КБЛ) содержатся только в работах Т. А. Работнова (1936) и Л. Н. Тюлиной (1956, 1959, 1962). Из этих работ известно, что ареал каменной березы в Якутии простирается от Станового хр. по горным цепям правобережья Алдана до южных отрогов Верхоянского хр. (64 ° с. ш.). Здесь она образует чистые древостои (или растет отдельными деревьями) на верхней границе леса, либо произрастает в смешанных насаждениях с елью аянской, елью сибирской, лиственницей Гмелина в верхней части таежного пояса. КБЛ встречаются небольшими участками и в целом занимают ничтожную долю лесопокрытой площади. Они приурочены к очень крутым, хорошо оснеженным склонам разных экспозиций. Почвы под лучшими типами КБЛ плодородные, резко отличающиеся от почв окружающих формаций. Кратко описаны 3 ассоциации: КБЛ багульниковый с подлеском из кедрового стланика и березки растопыренной, пойменный сибирскоелово-каменноберезовый лес травяно-осоковый — в среднем течении р. Юдомы (Тюлина, 1959) и КБЛ ольховниковый — в западной части Станового хр. (Работнов, 1936). В последней работе упоминаются также КБЛ ольховниковые с обильной *Spiraea betulifolia*, где наряду с травяным ярусом хорошо развит ярус из черники, и КБЛ кедровостланиковые брусничные на более бедных мелкопрофильных почвах. Оба автора считают КБЛ Якутии реликтами доледниковья.

В 1987—1990 гг. нами проводились геоботанические исследования на Алданском нагорье и Становом хр. КБЛ распространены здесь очень неравномерно. Они довольно обычны на самых высоких (1800—2000 м абс. выс. и более) альпинотипных хребтах — Токинском Становике и Алдано-Учурском. Эти хребты задерживают максимальное количество осадков — до 800 мм и более при средней высоте снежного покрова 70—80 см и больше (Атлас. . ., 1989). Сложены они преимущественно архейскими кислыми кристаллическими породами — гнейсами, сланцами, гранитами и др. Значительно реже КБЛ встречаются на сходных по геологии, но более низких (среднегорных) хребтах с гольцовым рельефом (запад Станового, Нингамский хр., кряж Зверева, Томмотская гряда и др.). На осадочных породах небольшие участки КБЛ мы наблюдали только на наиболее приподнятых (до 1300 м) пенепленах, примыкающих к хр. Токинский Становик с севера. Они сложены меловыми некарбонатными песчаниками и алевролитами. На остальной территории Алданского нагорья, довольно пестрой в геологическом и геоморфологическом отношениях, но в целом отличающейся меньшими абсолютными высотами (низкогорья), меньшим количеством осадков и более слабой расчлененностью рельефа (плоскогорья, плато), КБЛ отсутствуют. На обширных карбонатных массивах бассейнов рек Алдан и Учур мы не отмечали даже единичных деревьев каменной березы, хотя на хр. Токинский Становик она без видимых признаков угнетенности встречается на линзах кальцифиров и мраморов в условиях обильного проточного увлажнения (на скалистых склонах).

---

[1] На последней карте ареала в верхнем течении р. Индигирки каменная береза не отмечена (Ареалы. . ., 1977). Н. Е. Кабанов (1972) ошибочно выделил «Южно-Якутский ботанико-географический округ каменноберезовых лесов» на Лено-Алданском междуречье, где каменная береза отсутствует.

КБЛ строго приурочены к верхней границе таежного пояса, которая проходит наиболее высоко на хр. Токинский Становик. Здесь КБЛ на высоте 1250—1270 м над ур. м. сменяют расположенные ниже аянские ельники и на уровне ок. 1350—1400 м (до 1650 м на очень крутых скалистых склонах) уступают место сообществам кедрового стланика. Редко небольшие группы деревьев встречаются на днищах трогов до 1590 м (на фоне лиственничных редколесий), а отдельные деревца высотой до 6—8 м поднимаются по скальным участкам до 1680 м абс. выс. (на фоне кедровостланиковых сообществ и курумников). Ниже оптимального для каменной березы интервала высот она встречается как постоянная примесь в составе аянских ельников по всему ареалу последних, вплоть до р. Алдан на отрезке между устьями рек Тимптона и Учура (ок. 250 м абс. выс.). В других формациях каменная береза присутствует исключительно редко.

В оптимальном диапазоне высот первостепенное значение для формирования КБЛ имеет гидротермический режим почв. Наилучшие КБЛ вейниково-разнотравной группы ассоциаций развиваются в условиях обильного увлажнения при хорошем дренаже (видимо, близких по этим параметрам к условиям I террасы горных рек на стадии листвягов разнотравно-вейниковых). Мощный снеговой покров препятствует сильному промерзанию почвы (на Баргузинском хр. в сходных сообществах отмечены талые почвы в течение всей зимы (Моложников, 1976)). Мерзлота отсутствует по всему профилю по крайней мере с конца июня. Такие условия складываются в результате перераспределения осадков на крутых (30—40°) подветренных по отношению к зимним ветрам склонах разных экспозиций (преимущественно восточных, реже всего северных), наиболее часто — в глубоких распадках под скалами, а также на днищах трогов у русел рек и ручьев. Здесь формируются бурые горно-лесные почвы (буроземы), морфологическое строение которых может быть охарактеризовано разрезом 4-89Т, заложенным на Токинском Становике (описание соответствующей ассоциации будет приведено ниже).

A_0 — 0—5 см. Бурая, влажная, рыхлая лесная подстилка, состоящая в основном из слабо- и среднеразложившегося лиственно-травяного опада, переход постепенный.

AB — 5—17 см. Коричневато-темно-бурый, бесструктурный, супесчаный, влажный, пронизан густой сеткой живых корней, серыми языками и затеками гумуса, переходит в следующий горизонт, переход постепенный.

B — 17—27 см. Коричневато-темно-бурый, влажный, с серыми пятнами гумуса, бесструктурный, супесчаный, пронизан корнями, переход постепенный.

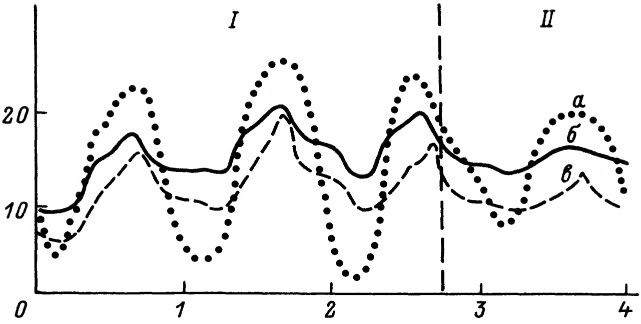
CD — 27—55 см. Неоднородный, состоит (на 60 % по объему) из крупных обломков гнейсов и отдельных глыб (20 см) с супесчаным заполнителем, по составу аналогичным таковому в предыдущем горизонте.

Физико-химические свойства почв

Горизонт	Глубина, см	pH		Гумус, %	Азот, %	C : N	Обменные основания, мг-экв/100 г		Обменная кислотность, мг-экв/100 г		Фракции, %	
		вод.	сол.				Ca^{2+}	Mg^{2+}	Al^{3+}	H^{+}	<0.01 мм	<0.001 мм
Бурая горно-лесная, разрез 4-89Т (хр.Токинский Становик)												
A_0	0—5	6.40	5.50	Не опр.	Не опр.	—	66.1	21.6	0.44	0.76	Не опр.	Не опр.
AB	5—17	6.10	5.00	12.6	0.53	13.8	26.4	8.8	0.04	0.04	17.6	10.8
B	17—27	6.07	5.33	22.7	0.75	17.6	40.6	11.4	0.21	нет	17.3	11.4
CD	35—45	6.15	5.43	7.9	0.28	16.4	20.4	3.4	0.02	»	15.6	11.1
Горная подзолистая, разрез 6-89Т (хр. Токинский Становик)												
A_0	0—10	3.55	3.35	Не опр.	Не опр.	—	21.00	1.1	0.66	6.65	Не опр.	Не опр.
A_1A_2	10—15	3.20	3.07	32.71	0.38	50.0	7.1	2.4	2.90	2.34	То же	То же
A_2	15—19	4.47	3.50	1.47	0.08	10.6	5.1	8.5	1.14	0.04	» »	» »
BC	19—25	4.60	3.43	1.17	0.06	11.3	16.2	11.3	2.82	0.04	» »	» »
Бурая горно-лесная, разрез 16-89ТУ (Алдано-Учурский хр.)												
A	2—9	5.08	4.10	17.33	0.54	18.7	13.6	3.4	4.65	0.37	27.4	13.6
B	15—25	5.35	4.15	7.48	0.28	15.5	6.2	2.1	5.81	0.37	34.0	16.9

Данные почвы характеризуются отчетливо выраженным гумусовым профилем и высоким содержанием гумуса во всей минеральной толще (см. таблицу, разрез 4-89Т). Слабая насыщенность гумуса азотом указывает на его грубоперегнойный характер. Для исследуемого буроземa также характерно высокое содержание обменных оснований (24—52 мг-экв/100 г почвы), обусловленное главным образом повышенной гумусированностью последних, и низкие величины обменной и актуальной кислотности. Реакция почвенного раствора приближается к нейтральной. Механический состав данной почвы супесчаный; распределение фракций глины имеет аккумулятивный, ила — равномерный характер, указывая на отсутствие внутрипрофильного перемещения минеральной массы. Последнее в комплексе с вышесказанным указывает на отсутствие признаков проявления подзолистого процесса в генезисе данных почв и абсолютно убеждает в том, что буроземы Токинского Становика формируются под влиянием главным образом дернового почвообразовательного процесса. Проявлению последнего в большей мере способствуют: а) компенсированный азотно-кальциевый биологический круговорот, складывающийся под покровом разнотравно-вейниковых КБЛ; б) относительное богатство почвообразующих пород (элювий гранито-гнейсов) первичными минералами, нейтрализующими кислые продукты разложения органического вещества лесных подстилок; в) отсутствие многолетней мерзлоты, обеспечивающее на крутых горных склонах хороший внутрипочвенный дренаж; г) повышенная биологическая продуктивность почв в связи с оптимумом (для исследуемой территории) гидротермических условий почвообразования при относительном уменьшении континентальности и повышении гумидности климата с высотой.

В связи с этим отметим, что исследуемые буроземы по морфологии и свойствам приближаются к аналогичным почвам Камчатки (Соколов, 1973) и Сахалина (Ивлев, 1977), формирующимся под КБЛ в условиях холодно-умеренного избыточно влажного муссонного климата Дальнего Востока. Н. И. Белоусова (по: Соколов, 1973 : 33) отмечает, что под КБЛ Камчатки ежегодно на поверхность почв поступает около 10 т/га (сухого вещества)



Ход температур воздуха на хр. Токинский Становик

I — при ясной погоде; *II* — при дождливой погоде, *а* — на метеостанции, *б* — в каменноберезовом лесу, *в* — в кедровостланике зеленомошном.
По оси абсцисс — дни; по оси ординат — температура, °С.

высокозольного травянистого и листового опада. А по интенсивности биологического круговорота эти почвы приближаются к черноземам лесостепной зоны. Другие исследователи (Тен Хак Мун, Федорова, 1967) отмечают более высокую биогенность, т. е. плотность микробного населения бурых лесных почв Сахалина (4—40 млн микробных клеток на г почвы) по сравнению с зональными подзолистыми почвами (1.5—10 млн/г). Результаты наших исследований также подтверждают повышенную биогенность бурозема под КБЛ (см. таблицу, разрез 4-89Т) по отношению к подзолистой почве, развитой под кедровостлаником (разрез 6-89Т) в пределах одной и той же катены Токинского Становика на однородных почвообразующих породах. Почва последнего разреза характеризуется кислой реакцией среды, маломощным гумусовым профилем, резко убывающим профильным распределением гумуса, очень низкой его обогащенностью азотом в горизонте A_1A_2, высокой величиной обменной кислотности в оподзоленном и подзолистом горизонтах и как следствие низким содержанием в них обменных оснований. Так, в горизонте A_1A_2 подзолистой почвы содержится в 3.5 раза меньше обменных оснований, чем в горизонте АВ бурозема, хотя запасы гумуса здесь соответственно в 2.5 раза выше.

Объемы и состав опада КБЛ, наряду с особенностями их микрофитоклимата, являются, очевидно, основными факторами их формирования.

Термический режим воздуха изучался на Токинском Становике близ оз. Малое Токо с 20 по 25 VII 1987. Синхронно сравнивались данные метеостанции Токо, расположенной в котловине в 25 км севернее озера на высоте 849.7 м над ур. м., с показаниями 2 термографов, установленных на высоте 1285 м над ур. м. на западном склоне в кедровостланике зеленомошном (влияние фитоклимата незначительно) и на высоте 1301.3 м на противоположном склоне в КБЛ разнотравно-вейниково-папоротниковом (влияние фитоклимата велико).[2] Суточные амплитуды температур в кедровостланике оказались значительно меньшими, чем в котловине (см. рисунок). В ясную погоду дневные температуры в кедровостланике были в среднем на 5.2 °С ниже, а ночные — на 6.4 °С выше, чем на метеостанции, поскольку котловина подвержена сильному влиянию ночных температурных инверсий. В КБЛ суточный ход температур еще более плавный при большей, чем в кедровостланике обеспеченности теплом в течение всех суток (несмотря на «теневую», восточную экспозицию склона). Действие фитоклимата, высокая относительная влажность воздуха, обусловленная высотной приуроченностью и долгим застаиванием тумана в распадках, сказываются в КБЛ настолько сильно, что среднесуточные температуры в нем в ясные дни могут превышать таковые в котловине на 1.0—2.7 °С, несмотря на разницу в высотах в 451 м. Утром 23 VII 1987 минимальная температура в котловине приближалась к нулевой отметке (+1.3 °С). В кедровостланике в это же время было +8.5 °С, а в КБЛ — +12.4 °С. Следовательно, заморозки в вегетационный период в КБЛ отсутствуют или очень редки.

---

[2] Описание этой ассоциации приведено ниже.

Таким образом, в КБЛ благоприятные эдафические условия сочетаются с «океаническими» чертами микроклимата. Отклонения от этих условий приводят к падению производительности древесного и травяного ярусов и в конечном счете — к смене формации. Отметим, что на плакорах на тех же абсолютных высотах формируются лиственничные редины кедровостланиковые кустарничково-моховые (или кустарничково-лишайниковые) на мерзлотных почвах.

В оптимальных условиях среды, описанных выше, в Якутии развиваются **КБЛ вейниково-разнотравной группы ассоциаций**, сходные с зональными на Камчатке. Для них характерна максимальная роль каменной березы в древостое, наибольшие продуктивность травяного яруса и флористическое богатство (25—35 видов сосудистых растений). Во флористическом, ценотическом и почвенном отношениях оригинально сочетаются свойства лиственного паркового леса и луга, резко отличающие эти КБЛ от всех других сообществ таежного пояса. Они нередко контактируют с субальпийскими лугами, близкими по условиям среды. Общими для КБЛ этой группы по всей Южной Якутии являются следующие черты. Древостой разновозрастный (вследствие непрерывности лесообразовательного процесса), состав 10$Б_к$ или с примесью хвойных пород. Стволы березы искривлены, выс. 9—12 м, стоят редко, но кроны широкие, сомкнутость 0.7—0.8. Бонитет V—Va. Подлесок обычно слабо выражен, наиболее обильна *Duschekia fruticosa* (до 30 %), единичны, но высококонстантны *Sorbus sibirica, Ribes triste, Pinus pumila, Spiraea beauverdiana*. Травяной ярус чаще сплошной (покрытие 70—100 %), состоит из широко распространенных видов мезофильного лесо-лугового и лесного (главным образом темнохвойного) разнотравья. Доминируют *Calamagrostis langsdorffii, Carex pallida*, нередко — *Diplazium sibiricum*; менее обильны, но постоянны *Polemonium caeruleum, Veratrum oxysepalum, Dryopteris expansa, Trientalis europaea, Maianthemum bifolium, Paris verticillata, Streptopus streptopoides, Lycopodium annotinum, Linnaea borealis, Tilingia ajanensis*. Степень развития мохового покрова широко варьирует. При значительном покрытии (до 90 %) он тонкий, рыхлый и слабо препятствует развитию трав. Как правило, доминирует *Hylocomium splendens* s. str., обычны *Ptilium crista-castrensis, Drepanocladus uncinatus, Mnium* spp., *Brachythecium* spp., *Dicranum* spp. Лишайниковый покров не выражен, хотя в связи с разнообразием субстратов видовое богатство их часто выше, чем сосудистых растений. Строго специфичные для КБЛ виды отсутствуют, хотя есть виды, произрастающие преимущественно в них: *Dryopteris expansa, Aruncus asiatica, Phegopteris connectilis*. Среди мхов и, особенно, лишайников постоянны неморальные реликты: *Paraleucobryum longifolium, Cetrelia cetrarioides, Lobaria retigera, Parmelia elegatula, Physconia pulvirulacea*.

Однако есть и некоторые отличия во флористическом составе КБЛ этой группы в восточной и западной частях ареала (в пределах Якутии). Так, только в восточной части (в границах ареала ели аянской) в КБЛ вейниково-разнотравных отмечены *Picea ajanensis, Larix cajanderi, Aruncus asiatica, Ligularia sibirica, Aquilegia amurensis, Aconitum ranunculoides*. Только в западной части (западнее ареала ели аянской) — *Abies sibirica, Picea obovata, Larix gmelinii, Cirsium helenioides, Aconitum baicalense, Pleurospermum uralense, Vaccinium myrtillus* и др.

В качестве примера приводим описание КБЛ из восточной части нагорья. Соответствующие характеристики почвы и микроклимата приведены выше (см. таблицу, разрез 4-89Т; рисунок).

КБЛ разнотравно-вейниково-папоротниковый (оп. 5—87). Хр. Токинский Становик, нижняя часть глубокого распадка над оз. Малое Токо, под скалами, восточный склон крутизной 30 °, 1270—1350 м абс. выс. Состав древостоя $10\text{Б}_{\text{к}}+\text{Е}_{\text{аян}}$, сомкнутость 0.7—0.8, бонитет Va, разновозрастный. Средняя береза в возрасте 118 лет имеет выс. 11.6 м, диам. 18.5 см. Стволы саблевидно изогнуты у основания, что говорит о сползании снега, а возможно и почвы вниз по склону. Подрост редкий, $10\text{Б}_{\text{к}}$, вполне благонадежный, обеспечивающий естественное возобновление древостоя. Кустарниковый ярус не выражен, состоит из единичных *Duschekia fruticosa, Sorbus sibirica, Ribes triste, R. fragrans, Rosa acicularis, Sorbaria pallasii.* Присутствует *Atragene ochotensis* (sol). Травяной покров сплошной: cop$_2$ — *Diplazium sibiricum* (60 %), *Calamagrostis langsdorffii* (30 %); cop$_{1-2}$ — *Viola biflora*; cop$_1$ — *Carex pallida*; sp-cop$_1$ — *Equisetum pratense*; sp — *Aconitum ranunculoides, Polemonium caeruleum*; sp—sol — *Aruncus asiatica*; sol — *Veratrum oxysepalum, Aquilegia amurensis, Corydalis paeonifolia, Ligularia sibirica, Carex rigidioides* (теневая форма), *Tilingia ajanensis, Saxifraga nelsoniana, Dryopteris expansa, Streptopus streptopoides, Paris verticillata, Actaea erythrocarpa, Chrysosplenium alternifolium, Mitella nuda, Adoxa moschatellina, Huperzia selago, Lycopodium annotinum, Linnaea borealis, Pyrola incarnata, Gymnocarpium jessojense.* Моховый покров хорошо выражен на валунах, в комлевой синузии и на валежнике; на почве тонкий и рыхлый (70 %): cop$_{1-2}$ — *Preissia quadrata*; sp—cop$_1$ gr — *Hylocomium splendens, Brachythecium erythrorrhizum, B.* sp.; sol—sp gr — *Ptilium crista-castrensis, Drepanocladus uncinatus, Mnium lycopodioides, M. blyttii, Plagiomnium medium, P. ellipticum, Dicranum muehlenbeckii, D. spadiceum*; sol — *Abietinella abietinum, Ulota curvifolia, Dicranum congestum, Brachythecium mildeanum* var. *udum, Ptilidium pulcherrimum.* Лишайники малообильны (в основном на коре березы, валежнике, замшелых валунах): эпифиты — *Cetraria chlorophylla, C. pinastri, Cetrelia cetrarioides, Evernia mesomorpha, Hypogymnia bitteri, H. physodes, Parmelia elegantula, P. olivacea, P. omphalodes, P. sulcata, Parmeliopsis hyperopta, Physconia pulverulacea, P. detersa, Usnea hirta* (последний — на ели); на почве, валежнике, замшелых глыбах — *Cladonia amaurocraea, C. coniocraea, C. cyanipes, C. gracilis, C. pleurota, Lobaria isidiosa, L. linita, L. retigera, Nephroma isidiosum, Peltigera aphthosa, P. canina, P. polydactyla, P. scabrosa, Thamnolia vermicularis*; эпилиты — *Lasallia rossica, Parmelia infumata, Stereocaulon intermedium, Umbilicaria caroliniana, U. muehlenbeckii.* Всего: сосудистых растений — 35 видов, мхов — 17 видов, лишайников — 33 вида (из них 4 неморальных).

Близкие сообщества описаны на большей части ареала каменной березы, включая ареал березы Эрмана. У нас, кроме описанной, часто встречается разнотравно-вейниковая ассоциация с проективным покрытием вейника Лангсдорфа до 90 %.

При уменьшении увлажнения и оснеженности усиливается промерзание почв, падает их мощность и гумусированность. Продуктивность древесного яруса, обилие и число видов разнотравья снижаются, из состава ценозов выпадают неморальные виды мхов и лишайников. Одновременно возрастает ценотическая роль кустарников, в первую очередь кедрового стланика, а также бореальных кустарничков и при более слабой сомкнутости верхних ярусов — эпигейных лишайников (*Cladina* spp., *Cladonia* spp. и др.). В итоге формируются ассоциации **кедровостланиковой группы**, являющиеся по сути переходными от формации каменной березы к кедровостланикам.[3] В экстремальных для каменной березы условиях среды она встречается в виде низких единичных деревцев среди типичных кедровостлаников. Ассоциации этой группы наиболее характерны для верхней границы леса и полосы перехода таежного пояса в подгольцовый, чаще встречаются на хребтах с гольцовым рельефом. Примером могут служить описания КБЛ кедровостланиковых: осоково-брусничного и золотисторододендронового (кашкарного). Сходные с ними ассоциации также описаны на большей части ареала каменной березы.

---

[3] Н. Е. Кабанов (1972) включает КБЛ кедровостланиковые в сборную группу КБЛ кустарниковых, объединяющую типы леса с преобладанием кедрового стланика, бамбука курильского, микробиоты перекрестнопарной, рододендрона золотистого, дюшекий и др.

КБЛ кедровостланиковый осоково-брусничный (оп. 26—89). Алдано-Учурский хр., левобережье р. Учур, юго-юго-восточный склон крутизной 8 °, 700 м абс. выс. (верхняя граница леса на контакте с кедровостланиками). Здесь еще развиты почвы, близкие к почвам вейниково-разнотравной группы (см. таблицу, разрез 4-89Т), но более кислые, менее насыщенные обменными катионами, характеризующиеся повышенными величинами обменной кислотности, легко суглинистого механического состава, со слабовыраженными морфологическими и физико-химическими признаками оподзоливания — бурозем оподзоленный (разрез 16-89ТУ). Состав древостоя 7Б$_к$3Б$_п$ (береза плосколистная), сомкнутость 0.65, разновозрастный. Стволы почти ровные, средней выс. 9 м; диам. Б$_к$ — 16 см, Б$_п$ — 10 см. Подрост редкий, благонадежный, из обоих видов берез. Средняя высота кустарникового яруса 4 м, сомкнутость 0.7, состоит из стланика (40 %), дюшекии (30 %), *Rosa acicularis* (до 5 %), *Rubus sachalinensis, Sorbaria pallasii, Sorbus sibirica* (sol). Присутствует *Atragene ochotensis* (sol). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60 %) выражена синузиальность; преобладает разнотравно-брусничная синузия, а в неглубоких, более увлажненных депрессиях микрорельефа — разнотравно-осоковая (обилие видов в ней приведено в скобках): cop$_2$(sol) — брусника; sp—cop$_1$(cop$_{1-2}$) — *Carex pallida*; sp(sol) — *Linnaea borealis*; sol — *Lycopodium annotinum, Rubus humulifolius, Orthilia secunda*; sol(sol) — *Maianthemum bifolium, Viola brachyceras*; (sol) — *Veratrum oxysepalum, Calamagrostis langsdorffii, Chamerion angustifolium, Aquilegia parviflora.* Моховый покров выражен слабо (5 %). В комлевой синузии и на валеже отмечены *Dicranum affine, Drepanocladus uncinatus, Hypnum cupressiforme, Polytrichum piliferum, P. juniperinum, Amblystegium serpens, Ceratodon purpureum, Pohlia cruda*; на почве — мелкие латки *Pleurozium schreberi, Ptilium crista-castrensis, Polytrichum juniperinum, Dicranum affine, D. polysetum*; на глыбах породы — *Schistidium tenerum* с примесью *Pseudoleskeella catenulata.* Единично встречаются *Peltigera aphthosa, Cetraria pinastri, Cladonia* spp. Всего: сосудистых растений — 20 видов, мхов — 13.

КБЛ кедровостланиковый кашкарный (Оп. 21—90). Томмотская гряда, верховье р. Холодной, исток ручья Ким, западно-северо-западный склон крутизной 35 °, 900 м абс. выс. (верхняя граница леса на контакте с гарями кедровостлаников). Почва фрагментарно развитая, сильно каменистая, подстилается гранитами. Состав древостоя 10Б$_к$+Л (лиственница Каяндера), сомкнутость 0.75, средняя выс. 8.5 м, диам. 13 см. Подрост редкий из каменной березы,благонадежный. Средняя высота I яруса кустарников 4—4.5 м, сомкнутость 0.7 (кедровый стланик — 40 %, дюшекия — 30 %; единично — *Sambucus sibirica*); II ярус выс. 60 см и сомкнутостью 0.5—0.8 состоит целиком из рододендрона золотистого (кашкары). Травяно-кустарничковый ярус и моховый покров развиты слабо (покрытие обеих — по 10 %): sol—sp gr — *Vaccinium vitis-idaea, Calamagrostis langsdorffii* (жизненность 3), *Lycopodium annotinum* (на мхах); sol — *Streptopus streptopoides* (на мхах), *Linnaea borealis, Ledum palustre.* Мелкие латки мхов приурочены в основном к комлям и валежу: *Ptilium crista-castrensis, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Sphagnum girgensohnii, Dicranum* spp. Лишайники единичны.

В условиях избыточного проточного увлажнения, чаще у верхнего предела леса, на относительно холодных и мелкопрофильных почвах формируются **КБЛ гилокомиевой группы**. Они отличаются сниженным ростом древесного яруса, часто нивелированного до высоты хорошо развитого кустарникового, состоящего в основном из дюшекии, сомкнутым моховым покровом, разреженным мелкотравьем. Характерные виды: *Viola biflora, Lycopodium annotinum, Carex pallida, Calamagrostis langsdorffii, Streptopus streptopoides, Hylocomium splendens, Sphagnum girgensohnii, Mnium* spp.; нередко присутствуют *Rubus humulifolius, Carex rigidioides* и др.

КБЛ фиалково-гилокомиевый (оп. 11—90). Хр. Токинский Становик, верхнее течение р. Утук, северный склон крутизной 30—35°, 1400—1500 м абс. выс. Почва — полициклический маломощный (профиль типа AD) сильно каменистый бурозем супесчаного механического состава, подстилаемый кристаллическими гнейсами. Состав древостоя 10Б$_к$, сомкнутость 0.7, средняя выс. 8 м, диам. 15 см. Подрост редкий, благонадежный. Сомкнутость подлеска 0.6; в I ярусе выс. 4—5 м — дюшекия (50 %), во II ярусе (20%) средней выс. 0.8 м — *Ribes triste* (sp), *R. paltczewskii, Pinus pumila, Sorbaria pallasii, Spiraea beauverdiana, Rhododendron aureum* (sol). Сомкнутость травяного яруса — 80 %: cop$_2$ — cop$_3$ gr — *Viola biflora* (50 %); cop$_1$ — *Calamagrostis langsdorffii* (20 %); sp — cop$_1$ — *Saxifraga aestivalis, Streptopus streptopoides;* sol—sp gr — *Chrysosplenium alterni-*

folium, Rubus humulifolius, Vaccinium vitis-idaea. Моховый покров разорванный: сор$_{1-2}$ —*Hylocomium splendens* (30 %); сор$_1$—*Mnium* sp. (20 %); и др. Лишайники единичны (*Peltigera* spp., *Lobaria* spp. и др.).

Описания этой ассоциации в литературе нам не встречались. Она довольно стабильна по составу и структуре на Токинском Становике, хотя в отличие от приведенного описания моховый покров чаще сплошной с абсолютным доминированием гилокомиума, а обилие разнотравья ниже. На других хребтах фиалка в подобных березняках значительно менее активна, нередко отсутствует вовсе (мелкотравно-гилокомиевая ассоциация).

КБЛ плауново-гилокомиевый (оп. 44—88). Осевая часть Станового хр. на его западной окраине, исток р. Крутой (бассейн р. Нюкжи), западный склон крутизной 20 °, ок. 1150 м абс. выс., дно неглубокой ложбины, дренируемой сочащимися ключиками. Состав древостоя 10Б$_к$, сомкнутость 0.8, выс. 10 м. Густой подлесок выс. 3—4 м состоит из дюшекии (60 %) и кедрового стланика (10 %); единично встречаются рябина, смородина печальная и кашкара. Травяной ярус разреженный (15 %): сор$_1$ — *Lycopodium annotinum* (до 15 %); sol—sp — *Calamagrostis langsdorffii, Vaccinium vitis-idaea*; sol — *Linnaea borealis, Boschniakia rossica, Aconitum ranunculoides, Veratrum oxysepalum, Streptopus streptopoides, Saxifraga aestivalis.* Моховый покров сплошной, абсолютно доминирует *Hylocomium splendens* (70 %), а на наиболее увлажненных участках обычны подушки *Sphagnum girgensohnii* (до 20 %).

Ассоциация характерна для всех хребтов Южной Якутии, узкими полосами приурочена к днищам эрозионных ложбин в верхней части таежного пояса.

Каменная береза в Южной Якутии, как и по всему своему ареалу, образует производные (пирогенные) леса на гарях ельников аянских, обычно на высотах более 1000 м над ур. м. Для них характерны сомкнутый древесный ярус (0.7—0.8), значительное обилие дюшекии в подлеске, почти полное отсутствие трав и кустарничков, богатый в видовом отношении, но фрагментарно развитый лишайниково-моховой покров, высокая каменистость почвы. Успешное возобновление ели происходит только под пологом таких березняков.

Каменная береза нередко поселяется на уступах скал, активно заселяет обнаженный грунт на оползших склонах (вместе с дюшекией). Противоэрозионная роль КБЛ выражена сильнее, чем таковая кедровостлаников.

КБЛ генетически тесно связаны с пацифическим темнохвойным комплексом, в частности, с аянскими ельниками. Это проявляется в полном включении ареала ели в ареал каменной березы, в близких требованиях этих видов к условиям местообитаний, в обычном непосредственном топографическом контакте и переходе одной формации в другую, в постоянном присутствии каменной березы в ельниках, в почти полном включении ценофлоры ельников в таковую КБЛ вейниково-разнотравной группы. Этот древний комплекс, уходящий корнями в третичный период, видимо, сильно деградировал на территории Якутии во время оледенений, переходя на положение реликтового, и вновь восстанавливался в межледниковья, достигая максимального развития (вероятно, близкого к современному) во влажные фазы. Вряд ли КБЛ когда-либо покрывали горы Якутии от вершин до подножья, как это предполагал Т. А. Работнов (1936). Современные позиции этого комплекса в Южной Якутии устойчивы, и даже наблюдаются прогрессивные тенденции, выражающиеся в активной пионерной роли каменной березы в верхней части таежного пояса, а также в повсеместном внедрении отдельных ее деревьев в кедровостланики, а ели — в кедровостланики и КБЛ. Учитывая это, а также тот факт, что территория Южной Якутии является неотрывной частью современного ареала каменной березы, мы можем считать КБЛ Якутии реликтовыми лишь подразумевая, что в настоящее время они находятся в неполном соответствии с общеклиматическими условиями этого региона, что проявляется в их узкой экотопологической приуроченности.

Таким образом, КБЛ являются характерным элементом верхней части таежного пояса наиболее гумидных гор Южной Якутии. Здесь они занимают узкий спектр местообитаний, в которых микроклиматические условия наиболее приближены к океаническим, и сохраняют все основные черты флористического состава, ценотического строения и почв, присущие этой формации в оптимальных для нее условиях пацифики. Выделяется фрагментарно выраженный каменно-березово-аянскоеловый (темнохвойный) верхний подпояс таежного пояса на бурых горно-таежных и горно-лесных почвах.

КБЛ Южной Якутии подлежат охране как редкие биогеоценозы, находящиеся здесь на северной границе ареала. Наилучшее их развитие на хр. Токинский Становик служит дополнительным аргументом в пользу создания здесь заповедника (Волотовский, 1989).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 1. С. 89—90. Карта 70, А. — *Атлас* сельского хозяйства Якутской АССР. М.: ГУГК, 1989. С. 24—25. — *Биркенгоф А. Л.* Лесной покров и лесные ресурсы северо-восточного края ЯАССР // Тр. СОПС АН СССР. Сер. якутская. Л., 1932а. Вып. 3. С. 12—16. — *Биркенгоф А. Л.* Краткий предварительный отчет о лесоисследовательских работах, проведенных Индигирским гидрологическим отрядом Якутской экспедиции АН СССР в 1929—1930 гг. // Тр. СОПС АН СССР. Сер. якутская. Л., 1932б. Вып. 6. С. 55—82. — *Волотовский К. А.* Флористические находки в юго-восточной Якутии // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 418—425. — *Ивлев А. М.* Особенности генезиса и биогеохимии почв Сахалина. М.: Наука, 1977. 143 с. — *Кабанов Н. Е.* Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. М.: Наука, 1972. 137 с. — *Моложников В. Н.* Климатические условия // Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск: Наука, 1976. С. 14—24. — *Работнов Т. А.* Леса из *Betula Ermanii* Cham. в Южной Якутии // Природа. 1936. № 4. С. 96—97. — *Соколов И. Я.* Вулканизм и почвообразование. М.: Наука, 1973. 224 с. — *Тен Хак Мун, Федорова Л. В.* Сравнительная характеристика бурых лесных и подзолистых почв с микробиологических позиций // Особенности почвообразования в зоне бурых лесных почв. Владивосток: ДВ фил. АН СССР, 1967. С. 113—114. — *Тюлина Л. Н.* На озере Токо и северном склоне Станового хребта (краткий геоботанический очерк) // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 558—571. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Маи. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 222 с. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учура. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 147 с.

Якутский институт биологии
СО АН СССР

Получено 10 IV 1990

SUMMARY

Geographic and climatic characteristics, as well as soil features and geobotanic descriptions of stone-birch (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil.) forests in South Yakutia are considered. It is established that these forests are similar in floristic composition, structure of phytocoenoses and soils to their analogues from the Pacific part of their area (the Far East), where they are widely distributed. They form the upper boundary of the taiga vertical zone in the most humidic mountains in South Yakutia, where dark coniferous subzone is only fragmentary presented. They must be protected because they are the rare phytocoenoses, which are located on the northern boundary of their area in South Yakutia and comprise some species of vascular plants, which are included in «The Red Book of the Yakut ASSR».

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.572.2 : 581.4
© 1991 г.

М. В. Баранова

ЛУКОВИЧНЫЕ МОНОКАРПИКИ И ВЕГЕТАТИВНЫЕ МАЛОЛЕТНИКИ В СЕМ. *LILIACEAE* И ИХ ФОРМИРОВАНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ

M. V. BARANOVA. BULBOUS MONOCARPICS AND VEGETATIVE FEWNIALS IN THE *LILIACEAE* AND THEIR FORMATION DURING ONTOGENY

Проведен анализ структуры побеговых систем представителей родов *Cardiocrinum* и *Notholirion* и прослежены пути их формирования в онтогенезе. Их биоморфы определены как луковичные монокарпики (*Cardiocrinum*) и как вегетативные малолетники (*Notholirion*, *Cardiocrinum*) с полурозеточными закрытыми побегами. Установлено, что формирование биоморф этого типа проходило в условиях муссонного типа климата. Отмирание растений после первого и единственного цветения происходит как результат использования всего накопленного в луковицах запаса питательных веществ на формирование мощного цветоносного побега и большого числа семян (*Cardiocrinum*) или огромного числа луковиц-деток (*Notholirion*). В ходе онтогенеза выявлены общие признаки структуры, характерные для представителей обоих родов (розеточный побег, моноподиальный тип нарастания, способность к ветвлению — формированию пазушных почек). Между тем, такие признаки как степень дифференциации зародыша в семенах, продолжительность жизни зародышевых структур, длительность виргинильного периода, а также строение луковиц и листьев, интенсивность вегетативного размножения и степень вегетативной подвижности значительно различают представителей обоих родов и свидетельствуют о разных уровнях их эволюционной организации. Среди поликарпических луковичных растений выделена группа генеративных малолетников.

Луковичные растения в системе жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962) представлялись единой группой. Между тем разнообразие биоморф среди них оказалось значительным: лианы, эпифиты, геофиты, гемикриптофиты, гидрофиты и т. д. По длительности жизненного цикла подавляющее число луковичных — поликарпические растения. Однако среди них известны и монокарпики, примерами которых являются виды двух родов сем. *Liliaceae* — *Cardiocrinum* и *Notholirion*.

«Монокарпические травы — это растения, жизненный цикл которых длится в течение одного, двух или нескольких лет и завершается единственным цветением и плодоношением, после чего растение отмирает из-за отсутствия способности к вегетативному возобновлению» (Серебряков, 1962 : 116). Подразделение растений на монокарпические и поликарпические формы впервые провел Decandolle в 1827 г. (по: Серебряков, 1962).

В 1915 г. Г. Н. Высоцкий выделил монокарпические растения, способные к вегетативному размножению, в группу «вегетативных малолетников». Он писал: «Вегетативными малолетниками следует называть такие растения, которые размножаются вегетативным способом, причем материнская часть, давши новое поколение, сама вскоре отмирает» (Высоцкий, 1915 : 1371). Причины отмирания растений после единственного цветения и плодоношения до сих пор не ясны.

Настоящее исследование посвящено изучению строения побеговой системы представителей родов *Cardiocrinum* и *Notholirion*, особенностям ее формирования в онтогенезе, установлению типа биоморф, а также эколого-географической приуроченности этих растений. В связи с тем, что их систематическое положение

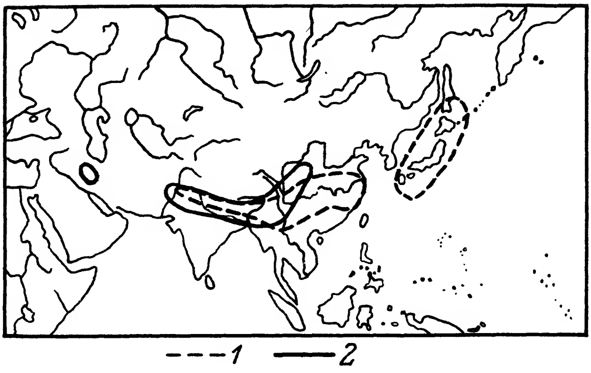


Рис. 1. Ареалы родов *Cardiocrinum* (*1*) и *Notholirion* (*2*).

является предметом дискуссий, выявление новых данных расширит их характеристику и поможет с бо́льшим основанием определить их таксономический ранг.

Род *Cardiocrinum* (Endl.) Lindl. объединяет четыре вида, произрастающих в районах с муссонным типом климата — в Гималаях, Китае и Японии, а также на о-ве Сахалин и южных Курильских о-вах (рис. 1, *1*). Все виды рода — типичные мезофиты. Они встречаются локальными популяциями в смешанных и лиственных лесах, по берегам ручьев на рыхлых хорошо увлажненных лесных почвах или в горах на высотах от 1000 до 3500 м над ур. м., под пологом леса или в тени высоких кустарников. Вегетация растений совпадает с периодом дождей и длится с июня по октябрь (летнезеленые). Цветут они в июле, семена созревают в октябре; с сентября начинают отмирать листья на цветоносном побеге, а к ноябрю весь побег засыхает.

Виды рода *Cardiocrinum* — полурозеточные луковичные растения. Сочные основания черешков приземных листьев, собранных в розетку, образуют луковицу. Облиственный цветоносный побег достигает 300 см выс. Его листья сердцевидные на длинных черешках, с сетчатым жилкованием пластинки, очередные (*Cardiocrinum giganteum* (Wall.) Makino, *C. mirabile* Makino) или сближены в средней части побега, образуя мутовку (*C. glehnii* (F. Schmidt) Makino, *C. cathayanum* (Wils.) Stearn) (рис. 2). Кистевидное соцветие несет до 20 (30) цветков. Околоцветник 10—16 см дл. белый трубчато-воронковидный, актиноморфный или слегка зигоморфный. Плод — вверх направленная трехгнездная коробочка с зубчатыми краями гнезд. Семена многочисленные плоские с широким пленчатым краем.

Таксономический ранг *Cardiocrinum* неоднократно пересматривался. Его включали в род *Lilium* как секцию рода (Franchet, 1892) или как подрод (Wilson, 1925; Комаров, 1935; Comber, 1949). Однако в настоящее время большинство авторов признают самостоятельность рода *Cardiocrinum* (Woodcock, Stearn, 1950; Synge, 1980; Liang Sung-yun, 1980). Выделены характерные признаки рода: монокарпический цикл развития, сердцевидные с сетчатым жилкованием листья и зубчатые края гнезд плода.

Изучение онтогенеза видов *Cardiocrinum* — *C. glehnii* и *C. giganteum* — позволило выявить ряд дополнительных признаков, характеризующих эту своеобразную группу луковичных растений. В связи с тем, что ход онтогенеза обоих изученных видов во многом сходен, его описание мы даем на примере *C. glehnii.*

Семена *C. glehnii* прорастают надземно, через 18—20 мес. Длительное прорастание семян связано со слабой дифференциацией зародыша ко времени диссеминации (Цыганкова, 1979). Узколанцетная зеленая семядоля вегетирует в течение первого года жизни и нередко является единственным органом

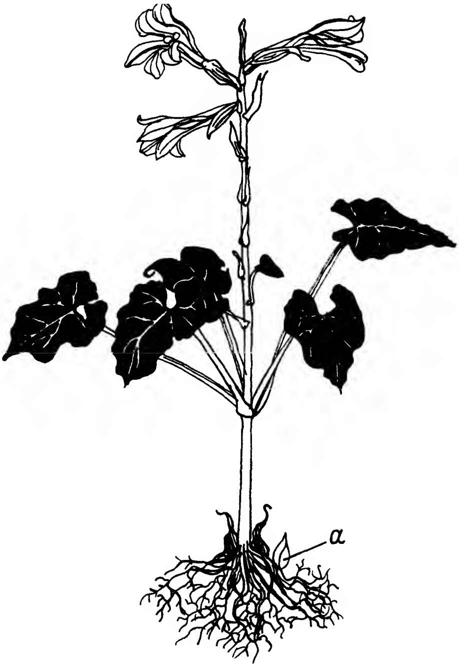


Рис. 2. *Cardiocrinum glehnii.*
а — луковица-детка.

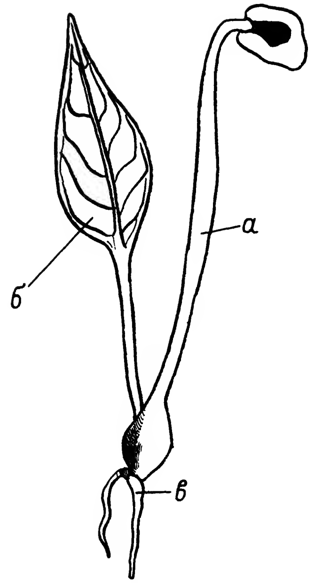


Рис. 3. Сеянец *Cardiocrinum glehnii.*
а — семядоля; *б* — первый лист; *в* — главный корень.

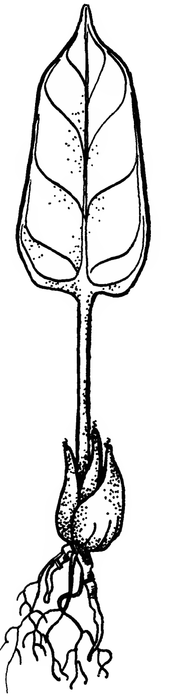


Рис. 4. Трехлетнее растение *Cardiocrinum glehnii.*

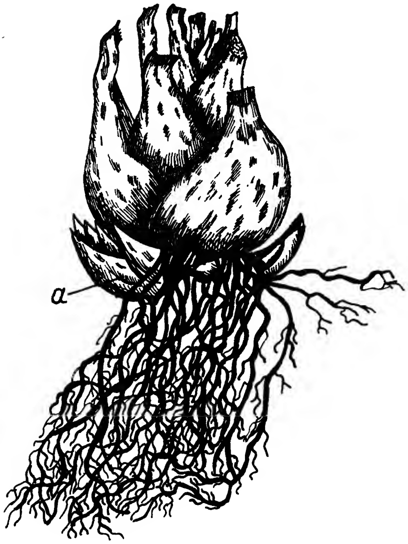


Рис. 5. Луковица *Cardiocrinum glehnii* перед формированием цветоносного побега.
а — луковицы-детки.

ассимиляции проростка. При благоприятных условиях в первый год формируется 1—2 листа на сближенных узлах (рис. 3). Первый лист имеет четко выраженный черешок и широколанцетную пластинку с заостренной верхушкой и едва оттянутым основанием. Жилкование листа сетчатое. Для всех видов рода характерна продольная скрученность пластинки молодых листьев при их появлении (подобно многим представителям сем. *Araceae*).

В течение 1-го года жизни влагалище семядоли и широкие основания черешков листьев разрастаются и заполняются продуктами ассимиляции, формируя луковицу. У однолетнего сеянца ее размер достигает 0.4—0.6 см диам. Корневую систему представляют главный корень, который функционирует 1.5—2 года, и 3—5 придаточных со слабовыраженной у основания контрактильной зоной. На 2-й год формируются также 1—2 листа, черешковых, с широколанцетной пластинкой, но с более расширенным ее основанием. Широкие незамкнутые основания черешков листьев, разрастаясь, пополняют состав луковицы. В последующие годы главный побег сохраняет розеточную структуру и продолжает нарастать моноподиально. На нем от года к году увеличивается число листьев и их размер и связанный с этим размер луковиц (рис. 4). Луковицы *Cardiocrinum* слагаются исключительно разросшимися основаниями листовых черешков (рис. 5). Наблюдались лишь единичные случаи формирования низовых листьев в луковице; они имели вид листа с недоразвитой пластинкой.

На 8—10-й год при наличии в розетке 7—9 листьев у растений формируется цветоносный побег. Развитие главного полициклического побега завершается цветением (т. е. закрытый тип побега).

На формирование цветоносного побега затрачивается весь запас питательных веществ, накопленный в чешуях луковицы. В результате ко времени первого и единственного цветения растение представляет собой мощный цветоносный побег, в основании которого находятся подсыхающие луковичные чешуи и многочисленные ветвящиеся придаточные корни. Почка возобновления у цветущих растений не закладывается, и после плодоношения все растение засыхает. Возобновление идет за счет семян.

Иногда наиболее сильные особи в условиях достаточной влажности за 1—2 года до цветения в пазухах чешуй луковиц закладывают 1—3 почки, из которых формируются луковицы-детки. Ко времени цветения материнского растения у «деток» развиваются 1—2 листа и придаточные корни. Дальнейшее их развитие проходит самостоятельно и на 4—5-й год они формируют цветоносные побеги.

На основе изучения структуры побеговой системы представителей рода *Cardiocrinum* по типу жизненной формы их можно определить как луковичные полициклические монокарпики (при отсутствии пазушных почек) или как луковичные полициклические вегетативные малолетники (при формировании пазушных почек и развитии луковиц-деток) с полурозеточными закрытыми побегами (рис. 6, *А*). Они представляют своеобразный вариант I модели побегообразования Т. И. Серебряковой (1977). При анализе онтогенеза этих растений выявились следующие особенности:

— длительный виргинильный период (длительное прорастание семян, связанное с недодифференцированностью зародыша; длительная жизнь зародышевых структур — семядоли и главного корня; медленный и монотонный темп развития, слабое морфологическое разграничение возрастных состояний и т. д.);

— сохранение розеточной структуры побега и моноподиального нарастания в течение всего виргинильного периода;

— однотипность строения листьев у растений разного возраста: черешок с широким основанием, широкая листовая пластинка с сетчатым жилкованием, продольная скрученность молодых листьев (подобный тип листа выделяет виды *Cardiocrinum* не только среди представителей сем. *Liliaceae*, но и всего порядка *Liliales*);

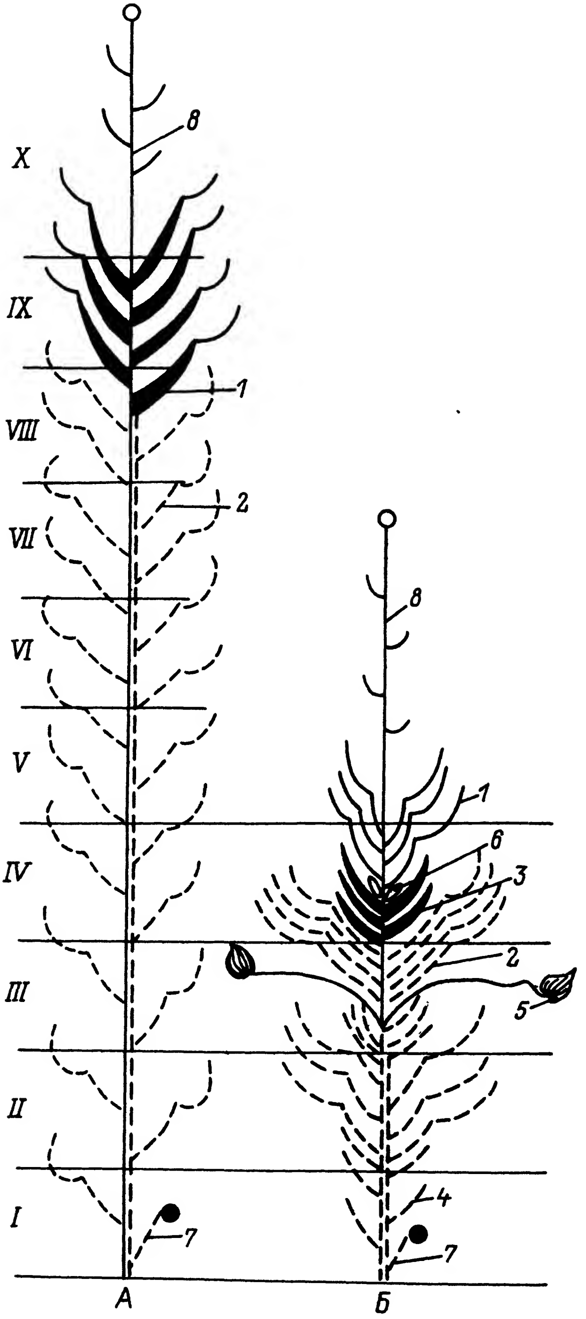


Рис. 6. Схема формирования в онтогенезе монокарпика *Cardiocrinum glehnii (А)* и вегетативного малолетника *Notholirion thomsonianum* (*Б*).

1 — вегетирующие листья; *2* — отмершие листья прошлых лет; *3* — запасающие низовые листья; *4* — отмершие низовые листья; *5* — луковица-детка на столоне; *6* — почка в пазухе низового листа; *7* — семядоля; *8* — цветоносный побег.
Слева указаны годы жизни растений.

— способность формировать пазушные почки до цветения (способность к ветвлению) в виргинильный период развития, в зависимости от этого биоморфа *Cardiocrinum* может преобразоваться или в монокарпическое растение, или в вегетативный малолетник;

— сложение луковицы исключительно основаниями черешков вегетирующих листьев, что демонстрирует наиболее примитивный тип луковиц; именно этот тип в процессе эволюции дал начало более специализированным типам луковиц.

Род *Cardiocrinum* представляет, по-видимому, самостоятельную ветвь развития в сем. *Liliaceae* и по многим признакам демонстрирует пример одного из наиболее примитивных луковичных растений.

Представители рода *Notholirion* Wall. ex Boiss. также известны в литературе (Woodcock, Stearn, 1950) как монокарпические луковичные растения. В роде 5 видов. Все они полурозеточные растения с луковицей, покрытой кожистыми ребристыми чешуями и состоящей из влагалищ вегетирующих и специализированных низовых листьев. Приземные листья линейные, в числе 8—12, до 40 см дл., начинают рост с осени и вегетируют в течение зимнего периода года. Цветоносный побег появляется весной. У разных видов его высота от 15 до 100 см. Он слабо облиствен и несет кистевидное соцветие с 5—30 колокольчатыми цветками. Околоцветник белый, голубой или малиновый, 4—5 см дл.; его листочки свободные с округлыми мелкими нектарниками в основании. Тычинки с крупными пыльниками. Рыльце глубоко трехраздельное. Плод — коробочка; семена плоские с узким пленчатым краем.

Ареал рода охватывает западные провинции Китая, Непал, северные районы Индии, северо-восточные районы Афганистана и западный Иран (рис. 1, *2*). Виды рода *Notholirion* произрастают исключительно в горных районах на высотах от 2000 до 4000 м над ур. м., обычно массово на открытых травянистых горных склонах, по опушкам лесов, среди рододендронов. Луковицы залегают в почве на глубине 5—12 см.

Районы произрастания видов *Notholirion* характеризуются муссонным типом климата: период дождей продолжается с июня по октябрь, а сухой — с ноября по май. С ритмом климата связан и ритм развития растений: с октября начинают вегетировать приземные листья, а цветут растения в июне—июле следующего года (зимне-летнезеленые). После цветения и плодоношения растения засыхают (сентябрь), оставляя семена и многочисленные луковицы-детки.

Особый интерес представляет *Notholirion koeiei* Rech. fil., описанный в 1955 г. из западных районов Ирана, граничащих с Ираком, с хр. Загрос. Ареал вида расположен почти на 3000 км западнее границы ареала наиболее западного из видов рода *N. macrophylla* (D. Don) Boiss. в районах с иным, средиземноморским, типом климата — жарким сухим летом и влажной теплой зимой. Однако вид встречается на горных болотах на высоте до 1000 м над ур. м., где в летние месяцы достаточно влаги. Вегетация растений длится с ноября до августа следующего года; цветут растения в марте—апреле (Köie, Rechinger, 1955; Furse, 1971).

Виды рода *Notholirion* по строению репродуктивных органов близки к видам родов *Lilium* и *Fritillaria*. Следствием этого явилось непостоянство таксономического положения этой группы видов. Их включали в ранге подрода и в род *Lilium* (Baker, 1871; Wilson, 1925), и в род *Fritillaria* (Baker, 1874). Впервые самостоятельность рода *Notholirion* признал P. E. Boissier (1882). В последующие годы самостоятельность рода подтвердило изучение новых сборов (Woodcock, Stearn, 1950; Stainton, 1970; Liang Sung-yun, 1980). Основные отличительные признаки рода — кожистые ребристые покровные чешуи луковицы, монокарпический цикл развития, округлые мелкие нектарники, трехраздельное рыльце и наличие в сегментах околоцветника синего пигмента.

Изучение побеговой системы растений и ее формирования в онтогенезе, проведенное впервые, позволило выявить новые признаки, дополняющие характеристику рода *Notholirion*. Исследование развития растений проведено на примере *Notholirion thomsonianum* (Royle) Stapf.

Свежесобранные семена прорастают через 1.5—2 мес после посева, надземно. В 1-й год жизни растения развивается зеленая семядоля, линейный первый лист и 1—2 специализированных низовых листа. Их разросшиеся влагалища к концу первого года формируют луковицу 0.4—0.5 см диам. Корневая система сеянца представлена главным корнем, который функционирует не более двух-трех мес, и 3—5 придаточными. Зона втягивания на корнях выражена слабо.

В дальнейшем от года к году увеличиваются число и размер вегетирующих и низовых листьев и корней, размер луковиц. В пазухах низовых листьев со 2-го года жизни растения закладываются пазушные почки. Главный побег в течение всего виргинильного периода сохраняет розеточную структуру и нарастает моноподиально.

На 4—5-й год, когда в луковице сформировано не менее 18—20 чешуй (8—10 низовых и 8—10 влагалищ вегетирующих листьев), терминальная почка главного побега дифференцируется в цветоносный побег (т. е. главный побег — закрытый). Его формирование длится 7—9 мес. С осени начинают вегетировать приземные листья годичного побега, а весной следующего года — облиственный цветоносный побег. Главный побег ко времени цветения имеет полурозеточную структуру: его укороченная часть представлена луковицей с пучком приземных листьев, а удлиненная — цветоносным побегом. Цветет *N. thomsonianum* в июле. Новая почка возобновления не закладывается. После цветения растение засыхает, оставляя семена и многочисленные луковицы-детки. Подобный тип развития характерен и для других видов рода. Виды рода *Notholirion* по типу жизненной формы определяются как луковичные полициклические вегетативные малолетники с полурозеточными закрытыми побегами (рис. 6, *Б*). Монокарпики в истинном понимании этого термина среди видов *Notholirion* неизвестны.

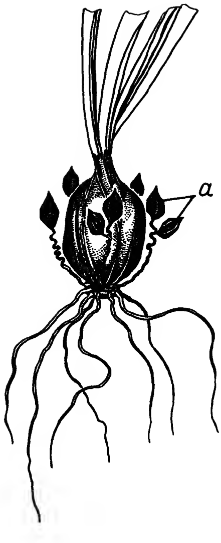
Замечательной особенностью всех видов рода *Notholirion* является высокая интенсивность естественного вегетативного размножения (ветвления). Интенсивность размножения определяет высокая меристематическая активность пазушной меристемы укороченной части побега. Пазушные почки закладываются в виргинильный период, со второго года жизни растения. Они формируются в пазухах низовых листьев на адаксиальной стороне, коллатерально, на коротких столонах.

Иногда в пазухе одной чешуи закладывается до 16 почек, из которых формируются луковицы-детки. По мере роста столона луковицы-детки оказываются «поднятыми» между чешуями луковицы на 1.5—3 см от основания чешуй. Нередко на одном нитевидном столоне формируются две луковицы-детки. В луковице-детке находятся 3 сочных незамкнутых низовых листа, покрытых снаружи плотной кожистой ребристой темно-коричневой замкнутой чешуей. Наиболее крупные луковицы-детки формируются в пазухах низовых листьев, ближайших к терминальной почке луковицы. Самые крупные «детки» прорастают без периода покоя, формируя силлептические побеги, и вегетируют одновременно с материнским растением.

Спустя год низовые листья-чешуи с луковицами-детками оказываются на периферии луковицы. По мере роста растения наружные низовые чешуи истощаются, засыхают и отмирают. В их пазухах на столонах остаются луковицы-детки. В результате к концу вегетации материнская луковица оказывается окруженной большим числом луковиц-деток, расположенных на тонких нитевидных столонах (рис. 7). Этот своеобразный способ распространения «деток» увеличивает до некоторой степени вегетативную подвижность вида. Дальнейшее развитие луковиц-деток до цветения длится 3—4 года.

Результаты изучения *Notholirion* дают основание полагать, что, возможно, одной из причин отмирания растений после плодоношения является исключительно высокая интенсивность вегетативного размножения. В условиях

Рис. 7. Луковица *Notholirion thomsonianum* с луковицами-детками (*а*) на столонах.



высокогорий, не всегда благоприятных для созревания семян, вегетативное размножение компенсирует слабое семенное.

Среди особенностей формирования структуры *Notholirion* можно выделить следующие:

— относительно непродолжительный виргинильный период (быстрое прорастание семян, краткость жизни зародышевых структур, формирование с первых лет жизни специализированных низовых листьев);

— сохранение розеточной структуры побега и моноподиального нарастания в течение всего виргинильного периода;

— сложение луковицы как листовыми влагалищами, так и специализированными низовыми листьями (подобный тип луковицы является достаточно специализированным);

— исключительно высокая интенсивность естественного вегетативного размножения (ветвление) в виргинильный период жизни особи и своеобразный способ осуществления вегетативной подвижности свидетельствуют о высокой степени специализации.

Итак, в сем. *Liliaceae* среди большого разнообразия биоморф луковичных растений выделены два новых типа жизненных форм: луковичные полициклические вегетативные малолетники (*Cardiocrinum* и *Notholirion*) и полициклические монокарпики (*Cardiocrinum* — при отсутствии формирования пазушных почек) с полурозеточными закрытыми побегами. В зависимости от условий произрастания, в которых особую роль играет фактор влажности, жизненная форма *Cardiocrinum* может изменяться: при формировании пазушных почек в луковице и развитии из них луковиц-деток жизненная форма особи определяется как полициклический вегетативный малолетник, в случае полного отсутствия пазушных почек — как монокарпик.

Формирование вегетативных малолетников и монокарпиков травянистых растений явилось результатом сокращения жизненного цикла и было связано главным образом с произрастанием в аридных условиях. Большое число растений этой группы представлено эфемероидами, заканчивающими вегетацию с наступлением летней засухи. Травянистые монокарпики и вегетативные малолетники рассматриваются как наиболее эволюционно прогрессивная группа биоморф (Любарский, 1961; Никитин, 1965).

Луковичные вегетативные малолетники и монокарпики являются уникальными жизненными формами как среди луковичных биоморф, так и среди вегетативных малолетников и монокарпиков. Их формирование проходило в условиях достаточной влажности, в условиях муссонного типа климата. Это способствовало сохранению у них длительного периода вегетации: у *Cardiocrinum* — с ранней весны до поздней осени (летнезеленые), а у *Notholirion* — с осени до осени следующего года (зимне-летнезеленые). Отмирание растений после первого цветения явилось, по-видимому, результатом использования всех запасных питательных веществ в луковицах на формирование мощного цветоносного побега и большого числа семян у видов *Cardiocrinum* и огромного числа луковиц-деток у *Notholirion*. Но, безусловно, в основе этого явления лежат более глубокие физиологические причины, требующие своего выяснения.

В ходе развития у представителей обоих родов выделены общие признаки в построении вегетативного тела — розеточный побег, моноподиальный тип нарастания, у вегетативных малолетников — способность к формированию пазушных почек. По таким признакам, как степень дифференциации зародыша, длительность жизни зародышевых структур, продолжительность виргинильного периода, строение луковиц и листьев, интенсивность вегетативного размножения и степень вегетативной подвижности, а также по признакам репродуктивных органов представители двух исследованных родов значительно различаются и демонстрируют разный уровень эволюционного развития. Эти данные свидетельствуют о том, что наиболее эволюционно прогрессивные биоморфы, какими являются луковичные монокарпики и вегетативные малолетники, присущи растениям (в пределах одного сем. *Liliaceae*) с набором признаков разного эволюционного уровня.

Многолетнее изучение луковичных растений сем. *Liliaceae* заставило нас обратить внимание на разную продолжительность жизни и поликарпических растений. При благоприятных условиях они цветут ежегодно в течение десятков лет без видимых признаков старения. Подобная особенность, возможно, связана с постоянной обновляемостью луковицы: у зрелых растений в луковице ежегодно формируются новые чешуи, а старые, расположенные на периферии, отмирают. Процесс возобновления луковицы длится определенное число лет и связан с продолжительностью жизни укороченной части монокарпического побега. В течение жизни растения возобновление луковицы повторяется многократно, по-видимому, десятки раз. В литературе известны примеры, когда продолжительность жизни определенных особей луковичных растений (*Lilium, Erythronium, Tulipa*) составляла 30, 35 и 45 лет (Головкин, 1973). Число подобных примеров пока невелико, поскольку для определения продолжительности жизни луковичного поликарпического растения необходимы специальные многолетние исследования.

Среди луковичных поликарпиков выделяется группа видов (*Lilium pumilum, L. callosum, L. buschianum* и др.), продолжительность жизни которых не превышает 5—7 лет (Баранова, 1989). Они цветут 4—6 раз в жизни, после чего их рост ослабевает, сокращаются число и размеры органов, снижается интенсивность вегетативного размножения, истощается луковица, и растение погибает. Группу луковичных растений с подобным жизненным циклом можно отнести к группе генеративных малолетников (Любарский, 1961). По длительности жизненного цикла эти растения составляют переходную группу от длительно живущих луковичных поликарпиков к луковичным полициклическим монокарпикам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. Онтогенез видов рода *Lilium* (*Liliaceae*) и его закономерности // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 12. С. 1689—1700. — *Высоцкий Г. Н.* Ергеня, культурно-фитологический очерк // Тр. бюро по прикладн. ботанике. 1915. Т. 8. С. 113—1443. — *Головкин Б. Н.* Переселение травянистых многолетников на полярный Север. Л.: Наука, 1973. 265 с. — *Комаров В. Л.* Род Лилия // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 282—295. — *Любарский Е. Л.* Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 7. С. 959—968. — *Никитин В. В.* Некоторые биологические особенности эфемеров Южной Туркмении // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Вып. 2. С. 90—92. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 375 с. — *Серебрякова Т. И.* Об основных архитектурных моделях травянистых растений и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. 1977. Т. 82, № 5. С. 112—128. — *Цыганкова Л. И.* Биология прорастания семян лилии Глена // Биология и интродукция полезных растений Сахалинской обл. Южно-Сахалинск: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 19—20. — *Baker J. G.* A new synopsis of all the known lilies // Gard. Chron. 1871. P. 1479—1480. — *Baker J. G.* Revision of the genera and species of *Tulipeae* // J. Linn. Soc. (Bot.). 1874. T. 14. P. 211—310. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Geneva; Basel, 1882. T. 5. P. 172—

191. — *Comber H. F.* A new classification of the genus *Lilium* // Lily Year Book. 1949. N 13. P. 86—105. — *Franchet A.* Les lis de la Chine et du Thibet dans l'herbier du Museum de Paris // J. Botanique. 1892. T. 6. P. 305—321. — *Furse P. Notholirion koeiei* Rech. fil. // Lily Year Book. 1971. N 13. P. 157—158. — *Köie M., Rechinger K. H. Notholirion koeiei* // Dansk Bot. Arkiv. 1955. T. 15, N 4. P. 51—52. — *Liang Sung-yun.* Genus *Lilium* // Fl. Rep. Pop. Sin. Beijing: Science Press, 1980. T. 14. 308 p. — *Stainton J. D. A.* Lilies and Fritillaries of the Himalaya // Lily Year Book. 1970. N 33. P. 106—110. — *Synge P. M.* Lilies. London, 1980. 276 p. — *Wilson E. H.* The Lilies of Eastern Asia. London, 1925. 110 p. — *Woodcock H. D., Stearn W.* Lilies of the World. London, 1950. 431 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 16 XI 1990

УДК 581.142 : 582.682

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

Е. Н. Полякова

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *PAPAVERACEAE* И *HYPECOACEAE*

E. N. POLJAKOVA. THE BIOLOGY OF SEED GERMINATION IN SOME SPECIES OF THE *PAPAVERACEAE* AND *HYPECOACEAE*

Приведены данные по прорастанию семян 14 видов из сем. *Papaveraceae* и близкого к нему сем. *Hypecoaceae*. По характеру реакции семян на испытанные условия проращивания выделено 5 групп видов. Показано, что различия в прорастании семян наблюдаются не только в пределах семейства, но и в пределах отдельных родов.

Данные о биологии прорастания семян могут являться одной из характеристик, весьма важных для выяснения филогенетических взаимоотношений растений различных таксонов. Характер прорастания семян определяется, с одной стороны, особенностями строения семени как диаспоры, а с другой, их физиологическими свойствами. Различные, в общем многочисленные факты свидетельствуют, что для крупных таксонов характерен более или менее одинаковый тип прорастания их семян (Николаева, 1988). Однако и в пределах этих таксонов нередко наблюдаются отклонения от типичных для них особенностей прорастания семян. Более того, различия имеют место в пределах рода и даже вида. Эти различия свидетельствуют о разной степени лабильности свойств семян на самых разных уровнях организации таксона, а в пределах вида могут определяться условиями произрастания растений и даже погодными условиями и степенью зрелости семян. Внутриродовые различия, в значительной мере связанные с ареалами вида, были обнаружены у рода *Euonymus* (Николаева, 1956), *Fraxinus* (Николаева, 1958), *Berberis* (Николаева, Алексеева, 1984), *Pinus* (Николаева, 1990). Исследования условий прорастания семян проведены и у многих других родов и семейств.

В настоящей статье приводятся результаты изучения прорастания семян растений из сем. *Papaveraceae*. Семейство маковых насчитывает 24 рода (250 видов). Нами исследовались: 4 вида рода *Glaucium* (подсем. *Chelidonioideae*), 1 вид рода *Eschscholzia* (подсем. *Eschscholzioideae*), 4 вида рода *Roemeria* и 3 вида рода *Papaver* (подсем. *Papaveroideae*), а также 2 вида рода *Hypecoum*, выделенного А. Л. Тахтаджяном (1987) в особое семейство *Hypecoaceae*. Рассматриваемые виды — однолетние и редко двулетние травы. Период цветения у большинства из них приходится на апрель—май, но у некоторых видов он растянут до июля—августа. Основными местообитаниями их являются каменистые и глинистые склоны гор и предгорий южных областей (Средиземноморье, Средняя Азия, Кавказ и т. д.).

Использованные в опытах образцы семян были получены из Средней Азии, Крыма, Кавказа и хранились до начала работы в сухом состоянии в течение 0.5—1.4 года. Сведения о биологии прорастания названных видов отсутствуют. Как и для большинства семейств, относящихся к подклассу *Ranunculidae*, для видов, входящих в указанные выше семейства, характерны мелкие семена с маленьким недифференцированным или слабодифференцированным зародышем и обильным маслянистым эндоспермом (Тахтаджян, 1987).

Семена проращивались в чашках Петри в зависимости от имеющегося количества в 2—3 повторностях по 25—50 шт. в каждой при 18—20 °C на свету, а у некоторых видов и в темноте, а также и при 0—3 °C (в темноте). При всех условиях параллельно с контролем проращивались семена, предварительно обработанные в течение 2 сут раствором гибберелловой кислоты (ГК) в концентрации 250—500 мг/л.

Судя по тому, что известно о семенах многих видов с недоразвитым зародышем, процессу прорастания обычно предшествует период доразвития зародыша. У некоторых видов этот период очень короткий, но у других нередко занимает довольно длительное время, определяя состояние морфологического покоя. В некоторых случаях о доразвитии зародыша можно судить по так называемому «открыванию» семян, когда растрескивается семенная кожура и у микропилярного конца выступает увеличивающийся эндосперм. Из исследованных нами семян это хорошо заметно у видов *Glaucium* и *Papaver.*

Опыты показали, что по характеру реакции семян на испытанные условия проращивания довольно отчетливо можно выделить несколько групп видов.

1. Семена *Papaver oreophilum* Rupr. (см. рисунок, *А*), *Glaucium squamigerum* Kar. et Kir., *Eschscholzia lobbii* Green не имеют покоя и в течение 10 сут успешно прорастают в тепле, а спустя примерно 2 мес — так же и на холоде. Открывание семян *G. squamigerum* начинается за несколько дней до начала прорастания. ГК не оказывает существенного действия.

2. Семена *Glaucium fimbrilligerum* (Trautv.) Boiss. (см. рисунок, *Б*), *Hypecoum erectum* L., *H. trilubum* Trautv. также не имеют покоя и за 10 сут более или менее успешно прорастают при 18—20 °C. ГК лишь несколько повышает процент прорастания в тепле. Между тем на холоде всхожесть семян очень невелика, и ГК лишь незначительно ее повышает, или не действует вообще. Как показывают наблюдения на семенах *G. fimbrilligerum*, слабое прорастание связано с тем, что в этих условиях не происходит доразвития зародыша и соответственно их открывание.

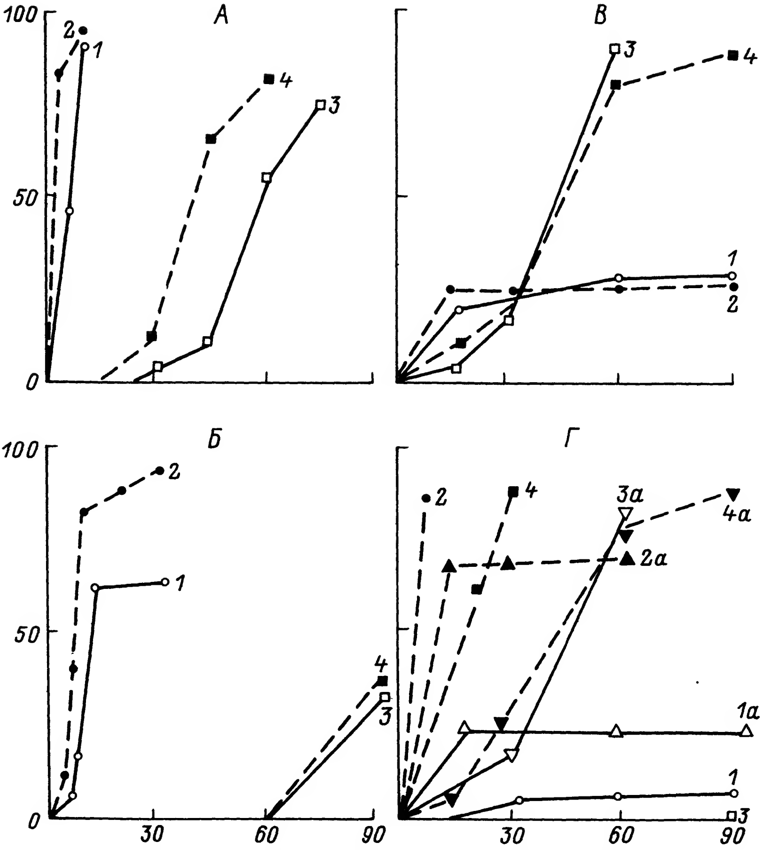
Иной характер прорастания свойствен остальным видам.

3. Семена двух видов *Roemeria* — *R. dodecandra* (Forssk) Stapf (см. рисунок, *В*), *R. hybrida* (L.) DC. и *Glaucium flavum* Crantz находятся в состоянии покоя и в тепле не прорастают сколько-нибудь значительно даже под влиянием ГК. Они открываются и прорастают полностью под влиянием 1—2 мес пребывания при 0—3 °C. ГК при этом также почти не влияет на прорастание.

4. В отличие от упомянутых видов семена *Papaver stevenianum* A. D. Mikheev (см. рисунок, *Г*, *1—4*), *P. pavoninum* Schrenk, *Roemeria refracta* DC., *Glaucium elegans* Fisch. et Mey. ни в тепле, ни на холоде практически не открываются и не прорастают или прорастают незначительно. В то же время под влиянием ГК они не только быстро и полно прорастают как при 18—20 °C, так и после 0.5—2 мес пребывания при 0—3°C, где, как установлено на видах *Papaver*, семена предварительно хорошо открываются.

5. У *Roemeria hybrida* var. *eriocarpa* DC. (см. рисунок, *Г*, *1а—4а*) семена очень плохо прорастают в тепле, а ГК заметно улучшает этот процесс. Между тем пребывание при 0—3°C в течение 1—2 мес обеспечивает практически полную всхожесть семян как обработанных ГК, так и контрольных.

Изучение влияния условий освещения на способность прорастания, проведенное на 5 видах, не выявило однозначной реакции. Семена *Roemeria hybrida*,



Типы прорастания семян видов сем. *Papaveraceae*

А — *Papaver oreophilum*, *Б* — *Glaucium fimbrilligerum*, *В* — *Romeria dodecandra*, *Г* — *Papaver stevenianum* (*1*—*4*) и *Roemeria hybrida* var. *eriocarpa* (*1а*—*4а*).

1, *1а* — при 18—20 °С, без обработки; *2*, *2а* — то же, после обработки ГК; *3*, *3а* — при 0—3 °С, без обработки; *4*, *4а* — то же, после обработки ГК.

На оси абсцисс — % прорастания, на оси ординат — дни проращивания.

Glaucium fimbrilligerum лучше прорастали в темноте, *Hypecoum erectum* — на свету, семена *Papaver pavoninum*, *Glaucium squamigerum* не реагировали на условия освещения.

Таким образом, не только в пределах рассматриваемого семейства, но и даже в пределах отдельных родов независимо от условий произрастания в пределах современного ареала наблюдается широкий спектр реакции семян на условия доразвития зародыша; последние, по-видимому, в основном и определяют способность семян к прорастанию. Мы встретились с видами, семена которых не имеют покоя и прорастают в широком диапазоне температур, и с видами, которые прорастают только в тепле. Наряду с этим имеются виды, семена которых находятся в покое, нарушаемом в условиях холодной стратификации. Все они не реагируют на ГК. Остальную группу видов составляют семена, которые положительно реагируют на обработку ГК независимо от температуры. Не исключено, что для их прорастания необходима предпосевная подготовка при переменном температурном режиме: сначала в тепле, затем на холоде.

Результаты изучения прорастания семян видов растений из сем. *Papaveraceae* позволяют предполагать, что виды, входящие в него, независимо от их систематического положения, в пределах семейства (подсемейства и даже рода) прошли сложный путь формирования их биологических свойств. Не наблюдается зависимость между временем цветения и плодоношения и характером их прорастания.

Приношу глубокую благодарность М. Г. Николаевой за ценные замечания в работе и И. Н. Сафоновой за предоставленную коллекцию семян маковых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаева М. Г. Биология прорастания семян бересклета в связи с его видовыми особенностями и географическим происхождением // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 3. С. 393—403. — *Николаева М. Г.* Биология прорастания семян ясеня (*Fraxinus*) в связи с систематическим положением и распространением его видов // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 5. С. 679—683. — *Николаева М. Г.* Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae* и *Hamamelididae* // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 508—521. — *Николаева М. Г.* Особенности прорастания семян голосеменных // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 12. С. 1648—1656. — *Николаева М. Г., Алексеева Х. А.* Биология прорастания семян видов *Berberis* L. // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 7. С. 925—931. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 3 V 1990

УДК 577.472 : 581.9+591.9(470)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

Н. В. Вехов

ГИДРО- И ГИДАТОФИТЫ ВОРКУТИНСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО РАЙОНА (ВОСТОК БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ): СОСТАВ И ДИНАМИКА РАССЕЛЕНИЯ В ЕСТЕСТВЕННЫХ БИОТОПАХ

N. V. VEKHOV. HYDRO- AND HYDATOPHYTES OF THE VORKUTA INDUSTRIAL REGION (THE EASTERN PART OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA): THE COMPOSITION AND DYNAMICS OF MIGRATION IN NATURAL BIOTOPES

Посвящается светлой памяти моего отца — известного ботаника-североведа В. Н. Вехова

В период с 1972 по 1989 год на территории Воркутинского промышленного района выявлены 27 видов и подвидов гидро- и гидатофитов. Состав флоры макрофитов отдельных типов водоемов и водотоков зависит от уровня антропогенной нагрузки, формы антропогенного воздействия, степени токсичности загрязнителей и их количества в водной толще и донных отложениях. Прослежены изменения состава макрофитов в модельных водоемах в зависимости от изменения экологической обстановки в очаге антропогенного воздействия.

В результате почти 60-летнего хозяйственного освоения Воркутинского промышленного района (современная территория г. Воркуты и Воркутинского р-на) на северо-востоке европейской части СССР сформировался крупный очаг антропогенного воздействия на природные комплексы южных (субарктических) тундр и лесотундры. Этот район предложено использовать в качестве модельного полигона для мониторинга антропогенных изменений во флоре и растительности, происходящих в первичных естественных экосистемах в процессе хозяйственного освоения Крайнего Севера (Лобанов и др., 1977; Дружинина, 1983; Гецен, 1985; Вехов, 1986). Для такой работы имеются исходные обширные материалы по незатронутым деятельностью человека участкам тундр и возможность проведения сравнительных исследований (Ребристая, 1977; Кулиев, 1980; Вехов, 1984; Вехов и др., 1986), а также сведения по флоре освоенных территорий для временно́й ретроспективы и определения динамики перестройки флоры и растительности (Руофф, 1960; Дорогостайская, 1963, 1972; Ребристая, 1977; Кулиев, 1977, 1979, 1980; Вехов, Вехов, 1980; Дружинина, 1983, 1985). Рассматриваемый район изобилует самыми различными местообитаниями водных и околоводных растений, отражая все многообразие их биотопов на востоке Большеземельской тундры и в Предуралье (Вехов, 1984, 1987а). Кроме того,здесь хорошо изучены почвенно-мерзлотные условия, гидрохимия и гидрология водоемов и водотоков, их типология, экологическая ситуация в очаге хозяйственного освоения и за его пределами, что позволяет с большой достоверностью интерпретировать наблюдающиеся изменения в растительном покрове в связи с последствиями антропогенного воздействия.

В плане подобных исследований в 1972—1982, 1986 и 1989 гг. автор изучал состав, распространение, биотопическое распределение и состояние зарослей высших гидро- и гидатофитов в самых разных естественных и искусственных местообитаниях на территории г. Воркуты и его окрестностей в зоне хозяйственного освоения и за пределами очага антропогенного воздействия. Некоторые из наиболее интересных наблюдений представлены ниже. Гербарные сборы растений хранятся во ВНИИ охраны природы и заповедного дела Госкомприроды СССР (Москва).

За период исследований в различных водоемах и водотоках в зоне антропогенного воздействия (г. Воркута и 40-километровая зона вокруг него) найдено 27 видов и подвидов гидро- и гидатофитов. По разной реакции на различные антропогенные факторы нами выделено две группы макрофитов. К первой группе гидро- и гидатофитов мы относим *Potamogeton friesii* Rupr., *P. perfoliatus* L., *P. praelongus* Wulf., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Lemna trisulca* L., *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries, *B. trichophyllum* (Claix) Bosch, *Ranunculus gmelinii* DC., *R. hyperboreus* Rottb., *R. pallasii* Schlecht., *Callitriche verna* L., *C. hermaphroditica* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Hippuris vulgaris* L. Их биотопическое распределение и распространение в пределах обследованной территории не изменились в течение всего периода наблюдений. Основу этой группы составляют виды плюризональные, бореальные и космополиты (все виды, кроме *Arctophila fulva, Ranunculus gmelinii, R. hyperboreus, R. pallasii)*. Во вторую группу водных растений мы включили вселенцев из таежной зоны и лесотундры, обитающих здесь на крайнем северном пределе ареала (*Potamogeton gramineus* var. *graminifolius* Fries, *P. gramineus* var. *terrestris* Fries, *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Polygonum amphibium* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Sparganium minimum* Wallr.), заносные формы (*Sparganium angustifolium* Michx., *Lemna minor* L.) и растения местной флоры (*Sparganium hyperboreum* Laest., *Potamogeton pectinatus* L., *P. berchtoldii* Fieb., *P. alpinus* Balb.). У этих макрофитов отмечена явная тенденция к расширению ареалов в зоне антропогенного воздействия. Остановимся подробно на макрофитах второй группы.

Sparganium minimum впервые был обнаружен в 1985 г. в пойменном зарастающем водоеме на левом берегу р. Аячъяхи (глубина 0.1—0.3 м), на сыром лугу, в 200—300 м от устья (Вехов и др., 1986); в конце августа 1985 г. только одно растение цвело (остальные вегетировали). В 1989 г., кроме исходного местонахождения, *S. minimum* обнаружен еще в 3 новых точках: 1) в пойменном расширении долины р. Воркуты, правый берег, в 2—3 км ниже по течению от Воркутинского домостроительного комбината и ТЭЦ-2, на топком берегу стариц, среди *Batrachium* sp. и *Ranunculus pallasii* (старицы расположены среди зарослей ивы); 2) в прибрежье, среди зарослей рдестов и осоки в подпруженном, слабопроточном озере, у шоссе между пос. Промышленным и шахтой «Промышленной», близ окраины поселка; эта точка удалена от устья р. Аячъяхи на 6—7 км; 3) в прибрежье, на обнаженном грунте (смесь шлака, пустой породы и донных отложений) придорожного озера между шоссе и ж.-д. полотном в пос. Северном, эта точка удалена от исходного местонахождения на 3—3.5 км. В 1989 г. отмечено массовое цветение *Sparganium minimum* с начала июля до середины августа и плодоношение с середины июля. Характерно интенсивное вегетативное размножение корневыми отпрысками, причем вокруг взрослого растения насчитывалось по 3—8 молодых укоренившихся и по 5—7 еще неукоренившихся особей.

Sparganium hyperboreum — обычный на востоке Большеземельской тундры, но относительно малочисленный вид различных мелководных биотопов (глубина 0.1—1.5 м) — соров, термокарстовых озер на торфяниках и минеральных грунтах, заболоченных понижений с водой, подпрудно-ледниковых озер. В 1972—1980 гг. часто встречался в зоне хозяйственного освоения и за ее пределами, но в каждом из местообитаний были редкие заросли или отмечались единичные растения. В 1980—1985 гг. наблюдалась экспансия *S. hyperboreum*, и он заселил всевозможные канавы вдоль дорог и поселков, термокарстовые и подпруженные озера в местах выпаса скота и понижения с водой на полях. В 1989 г. отмечено сплошное зарастание относительно небольших по площади водоемов (15—80 м^2). В более обширных по площади водного зеркала водоемах в зоне хозяйственного освоения и за ее пределами также отмечена вспышка развития *S. hyperboreum* (число растений на 1 м^2 варьировало от 30—50 до 80—95). Особенно интересны результаты многолетних наблюдений над состоянием зарослей *S. hyperboreum* в крупном соре (диам. 0.9—1.1 км, глубина 0.9—1.5 м) близ пос. Мульда (в 1.5—2.5 км к юго-западу от поселка). В 1972—1980 гг. на акватории озера насчитывалось 2—3 изолированные куртины *S. hyperboreum* (диам. 2—4 м). В 1981—1982 и 1986 гг. их количество увеличилось незначительно — до 4—5 куртин в разные годы. В 1989 г. здесь отмечено массовое разрастание *S. hyperboreum* в прибрежье, где в полосе шир. 8—30 м по периметру сора, за поясом из *Carex concolor* R. Br. и *Menyanthes trifoliata* L., отмечена 21 изолированная друг от друга куртина ежеголовника, причем диаметр каждой из них 3—9 м. Кроме прибрежной полосы вдоль всего периметра сора *Sparganium hyperboreum* образует чистые куртинообразные разрастания по всей акватории водоема, включая центральную часть, где отмечено 5 таких куртин диам. 5—10 м. Аналогичные по характеру разрастания *S. hyperboreum* выявлены и в обширном мелководном озере (дл. 300—350 м и шир. до 100—200 м, глубина 0.5—0.9 м) на минеральном грунте (песчано-глинистая морена) среди понижений послеледникового рельефа, в 5—6 км к юго-западу от пос. Воргашор, в зоне выпаса скота.

Кроме того,в 1989 г. вегетирующие растения *S. hyperboreum* с длиной листьев 30—60 см впервые были обнаружены в прибрежье р. Воркуты (глубина 0.1—0.5 м) в 2—2.5 км выше пос. Цементозаводского, у пляжа зоны отдыха.

В самых разных водоемах, кроме р. Воркуты, *S. hyperboreum* интенсивно цвел с первой декады июля до середины августа, плодоношение наблюдалось с середины июля до конца августа.

Potamogeton berchtoldii — довольно обычный вид в различных водораздельных и пойменных (старичных) озерах востока Большеземельской тундры (Вехов, 1984, 1987а; Вехов и др., 1986). В начале периода наблюдений (до 1980—1982 гг.) встречался повсеместно в зоне хозяйственного освоения и вне его пределов, но в очаге антропогенного воздействия был довольно малочислен, как, впрочем, и в естественных условиях. После 1982 г. отмечена вспышка развития вида в придорожных канавах, термокарстовых озерах и западинах на минеральных грунтах в зоне выпаса скота, в р. Воркуте, ее пойме и на водоразделах по понижениям, занятым сырыми лугами и полосами стока. Особенно массовое развитие *P. berchtoldii* характерно для р. Воркуты в пределах городской черты и прилегающих поселков — от ТЭЦ-2 до пос. Тепличного, где течение реки зарегулировано плотиной. Здесь смешанные заросли *P. berchtoldii, P. pectinatus* и *P. alpinus* приурочены к заиленным участкам от уреза воды до глубины 2—2.5 м (ширина полосы зарослей до 20—50 м от берега).

Potamogeton alpinus и *P. pectinatus* являются одними из наиболее обычных видов рдестов самых разных озер и рек Большеземельской тундры (Вехов, 1984, 1987а; Вехов и др., 1986), характерными для очага хозяйственного освоения (Вехов, Вехов, 1980). В течение 10 последних лет (1980—1989 гг.) наблюдается массовое расселение по естественным и искусственным местообитаниям макрофитов г. Воркуты и его окр. и образование здесь густых зарослей. Причем оба вида впервые отмечены в р. Воркуте, в 2—2.5 км к северу от пос. Цементнозаводского, где отдельные экземпляры *P. alpinus* и *P. pectinatus* обнаружены на удалении 0.2—1.5 м друг от друга на глубине 0.3—0.7 м. Здесь они произрастают на глинисто-песчано-галечниковых грунтах, на участках концентрации иловых толщ между крупными камнями и в углублениях дна. Эти же виды рдестов в 1989 г. впервые отмечены на 3-километровом участке нижнего течения р. Аячъяхи, от ее устья до восточной окраины пос. Северного — в зоне хозяйственного освоения поймы (выпас скота, сенокошение, сеяные луга), где река загрязняется сельскохозяйственными и бытовыми стоками, минеральными и органическими удобрениями.

На зарегулированном участке р. Воркуты, от пос. Цементнозаводского до пос. Тепличного, оба вида вместе с *P. berchtoldii* образуют густые смешанные прибрежные заросли шириной от 5—10 до 25—50 м на заиленных глинистых и песчано-глинистых грунтах; глубина распространения зарослей — 0.2—2.5 м.

За пределами г. Воркуты, ниже по течению р. Воркуты, в пойме которой ведутся выпас скота, сенокошение и выращивание кормовых трав на сеяных лугах, отмечены прибрежные заросли из *P. pectinatus* (доминирующий вид), *P. alpinus* и *P. berchtoldii*. При сходных условиях обитания (одинаковые скорость течения и грунты) в р. Воркуте, но выше северной границы очага хозяйственного освоения эти виды не обнаружены.

Особенно массовы оба вида рдестов в старицах, термокарстовых озерах, придорожных канавах и водоемах иного происхождения в зонах выпаса скота — в поймах рек Воркуты, Аячъяхи, Юнъяги и мелких ручьев (Безымянного, Воргашора и др.) и на водоразделах, на участках с сырыми лугами, заболоченных прибрежьях озер и всевозможных понижениях, занятых лугами. Здесь *P. pectinatus* и *P. alpinus* нередко образуют густые заросли, заполняющие почти весь водоем.

Potamogeton gramineus L. до 1982 г. относился к очень редким видам макрофитов Большеземельской тундры (Постовалова, 1969; Вехов, 1984). В пределах г. Воркуты и административных границ всего Воркутинского р-на он достоверно известен из стариц р. Воркуты (Вехов, 1984), а в лесотундре — из аналогичных местообитаний в долине р. Усы от совхоза «Горняк» до пос. Сейда и до устья р. Елец (Хантимер, 1964), нами отмечен в 1989 г. из поймы р. Воркуты близ ст. Песец (правый берег, старицы). В старичных озерах в пойме р. Воркуты он представлен двумя формами: *P. gramineus* var. *graminifolius*, заселяющей прибрежную зону до глубины 0.5—0.7 м, и *P. gramineus* var. *terrestris*, занимающей обсохшие берега и дно обмелевших стариц. В 1989 г. массовые разрастания обеих форм *P. gramineus* обнаружены в слабопроточном озере у шоссе между пос. Промышленным и шахтой «Промышленной» (на окраине, совместно со *Sparganium minimum*). *Potamogeton gramineus* var. *terrestris* занимает прибрежную часть озера, где вместе со *Sparganium minimum, Carex concolor, Caltha palustris* L. и мхами заселяет полосу шир. 0.3—1.5 м от уреза воды (глубиной 0.1—0.6 м), а *Potamogeton gramineus* var. *graminifolius* с *P. pectinatus, P. alpinus* и *Sparganium hyperboreum* идут в глубь озера, образуя следующий пояс (глубиной до 0.3—1.2 м).

Все виды рдестов интенсивно размножаются вегетативно в июле—августе; цветение отмечено в самых разных местообитаниях в июле—середине августа; плодоношение — с середины июля до конца августа.

Eleocharis palustris — один из самых редких видов высших водных и околоводных растений; в 1985 г. впервые был отмечен в небольшом заболоченном пойменном озере на левом берегу р. Аячъяхи, в 250—300 м выше устья.

В 1989 г. массовые разрастания *E. palustris* обнаружены на обсохших берегах и дне обмелевших озер-стариц на правом берегу р. Воркуты, которые приурочены к островным зарослям ивы. Здесь *E. palustris* интенсивно размножается вегетативно (корневыми отпрысками), цветет и плодоносит.

Lemna minor — редкий вид, занесенный в 1975—1976 гг. в тундру, расселившийся затем по водоемам в зоне хозяйственного освоения Воркутинского промышленного района (Вехов, 1984, 1987а; Вехов и др., 1986). За 15-летний период *L. minor* в массовых количествах и повсеместно отмечен в водоемах в зонах выпаса скота на участке от пос. Промышленного до пос. Западного; в пределах остальной территории г. Воркуты и близлежащих поселков встречается спорадически, но в крайне малом количестве в каждом местообитании. В зоне массового развития и повсеместной встречаемости от пос. Цементнозаводского до пос. Западного *L. minor* заселяет мелкие водоемы в 1.5—2-километровой зоне вдоль шоссе. Здесь *L. minor* занимает придорожные канавы, многочисленные термокарстовые озера на минеральных грунтах, нередко разрастаясь по всей поверхности водоемов. Особенно массовое развитие ряски малой наблюдается в сильно загрязненных сельскохозяйственными и бытовыми стоками и навозом водоемах вблизи животноводческих ферм совхоза «Западный» близ пос. Строительного и бывшей шахты № 17. В 1989 г. впервые *L. minor* был обнаружен в разных точках в прибрежье зарегулированного участка р. Воркуты от пос. Северного до пос. Рудник, среди зарослей рдестов, где встречались вегетирующие и размножающиеся растения.

Menyanthes trifoliata — один из самых редких видов высших водных и околоводных растений района (Вехов и др., 1986); вахта отмечена в основном в лесотундре (Хантимер, 1964), а в тундре достоверно произрастает всего в нескольких точках — в обширном мелководном соре близ пос. Мульда, а также в предгорной части Полярного Урала, в бассейне р. Усы. В период с 1972 по 1989 г. в окр. г. Воркуты в обширном соре близ пос. Мульда установлено постепенное расселение *M. trifoliata* по акватории, интенсивное развитие и образование зарослей среди *M. trifoliata* в прибрежной полосе шир. 20—150 м вдоль всего периметра водоема (в 1972—1979 гг. зарослей вахты трехлистой не было, а наблюдались отдельные растения в прибрежье среди *C. concolor* и *Ranunculus pallasii*). Интересно, что, кроме смешанных прибрежных зарослей из *Menyanthes trifoliata, Ranunculus pallasii, Carex concolor* и *Sparganium hyperboreum*, вахта трехлистная образует изолированные куртины 2—9 м диаметром по всей открытой акватории озера, где нами выявлено 32 таких островных разрастания, в том числе и в центральной части сора.

Наблюдения 1986 и 1981 гг. показали, что найденные нами в обследованном районе в 1978 и 1989 гг. два вида макрофитов, обычных в лесной зоне, — заносная форма *Sparganium angustifolium* и вселенец из лесотундры *Polygonum amphibium* (проникающий севернее территории Воркутинского промузла в бассейн р. Коротаихи (Ребристая, Токаревских, 1967)) — не были обнаружены ни в местах первоначальных сборов в окр. г. Воркуты, ни в других биотопах макрофитов. Возможно, эти два вида высших водных растений очень редкие, и вероятность их повторных встреч крайне мала, либо нами были найдены растения, которые развились из случайно завезенных с сеном плодов, а позже они не прижились в новых условиях.

Таким образом, на протяжении последних двух десятилетий в зоне хозяйственного освоения на востоке Большеземельской тундры наблюдается процесс заноса макрофитов с юга, расселение их, а также видов местной флоры, закрепление таких вселенцев и мигрантов в новых условиях и биотопах. Условно этот временной отрезок можно разделить на 3 этапа: 1972—1975(1976) гг. — начало появления вселенцев, первые стадии их закрепления в составе флоры и постепенного расселения по территории, затронутой хозяйственным освоением (точечные местонахождения растений, их незначительное развитие в водоемах);

1976 (1977) — 1980 (1982) гг. — продолжение и углубление этих процессов (ареалы таких растений на обследованной территории невелики по площади, как и уровень развития); 1982 г. и по настоящее время — резкая активизация темпов расселения гидро- и гидатофитов по биотопам в зоне хозяйственного освоения, расширение экспансии вселенцев из других природных зон и миграция видов местной флоры (этими процессами охвачены водоемы и водотоки в 3—5-километровой полосе вокруг ранее освоенных участков ландшафтов).

Анализ общей экологической обстановки в модельных водоемах в очаге хозяйственного освоения на востоке Большеземельской тундры (г. Воркута и его окрестности) позволяет заключить, что наблюдающаяся динамика состава и степени распространения гидро- и гидатофитов по местообитаниям в зоне антропогенного воздействия, видимо, связана с изменениями гидрохимического режима, увеличением концентраций эвтрофирующих веществ и сильным заилением из-за больших объемов сноса твердых частиц в результате крайне распространенной здесь эрозии почв. Различаемая нами этапность заметных изменений во флоре гидро- и гидатофитов довольно точно соответствует изменениям экологической обстановки на территории г. Воркуты и его окрестностей.

В пределах обследованной территории Большеземельской тундры появление вселенцев из других природных зон, возможно, связано с заносом плодов при завозе сена из таежной зоны и лесотундры, где на пойменных лугах рек (Елец, Уса, Воркута, Сейда, Печора и мелкие речки) идет его заготовка. Дальнейшее распространение этих растений по водоемам зоны хозяйственного освоения и расселение макрофитов местной флоры могут осуществляться выпасаемым по поймам и сырым лугам водоразделов скотом, а также естественными путями — ручьями и реками, водоплавающими птицами. Ежегодный завоз сена из более южных районов, возрастание площадей выпасов и освоение новых пастбищ, интенсификация миграций выпасаемого скота увеличивают вероятность появления новых видов макрофитов, их дальнейшее распространение на освоенных человеком территориях востока Большеземельской тундры и расселение по местообитаниям в очаге хозяйственного освоения произрастающих здесь гидро- и гидатофитов.

Ликвидация в 1973—1978 гг. наиболее крупных горящих терриконов и мелких котельных, которые ранее сильно загрязняли тундру в радиусе до 5—6 км от каждого источника (Власова, 1961; Кулиев, Лобанов, 1978) и вызывали снижение pH (до 4.8—6.7) из-за выпадения «кислотных дождей» (Вехов, 1983), да еще в условиях распространения тундровых почв с низкими pH, привела к постепенному повышению pH в водоемах и водотоках до 7.1—8.5 (1982—1989 гг.). Повышению pH водной среды способствуют и выбросы Воркутинского цементного завода, распространяющиеся в радиусе до нескольких десятков километров по всей территории очага освоения (Кулиев, Лобанов, 1978), — в тундровых условиях они нейтрализуют кислотные компоненты среды (Арчегова и др., 1988). Столь значительное повышение pH воды в природных тундровых водоемах и водотоках в зоне хозяйственного освоения резко улучшили экологическую обстановку для макрофитов, так как высокотоксичные соединения тяжелых металлов, содержащиеся и преобладающие в газо-пылевидных выбросах шахт, сточных водах обогатительных фабрик, ТЭЦ, цементного завода, попадающие в водоемы и водотоки района Воркуты, стали неактивными и не оказывают неблагоприятного воздействия на водные организмы (Вехов, 1983).

Другой причиной, благоприятствующей повсеместному распространению и интенсивному разрастанию макрофитов, вероятно, можно считать значительное повышение количества биогенных веществ в воде из-за интенсивного загрязнения местообитаний гидро- и гидатофитов сельскохозяйственными и бытовыми стоками, сноса минеральных и органических удобрений и выбросов промышленных предприятий. По данным наблюдений, их концентрации в различных водоемах в зоне хозяйственного освоения в 1981 и 1989 гг. изменялись в следующих пределах: азот аммонийный — 0.015—1.09; фосфаты — 0.015—2.7; калий и натрий — 3.06—26.0; железо общее — 0.03—7.75 мг/л (сведения любезно предоставлены М. В. Гецен); это в 2—130 раз больше, чем в условно чистых водоемах и водотоках Большеземельской тундры (Власова, 1976; Вехов, 1987б).

На зарегулированном плотинами участке р. Воркуты в пределах очага хозяйственного освоения одной из главных причин, вызывающих массовые разрастания гидро- и гидатофитов (*Potamogeton alpinus, P. berchtoldii, P. pectinatus*), появление *Lemna minor* и *Sparganium hyperboreum* наряду с названными факторами следует считать последствия зарегулирования реки при подпруживании. При этом скорость течения уменьшается, а глубина увеличивается в 2—3 раза (до 5—10 м); происходит сильное заиление прибрежных участков и в меньшей степени — остальной акватории (толщина наносных илов у берега 0.3—1.4 м, на удаленных от берега участках — 0.2—0.3 м). Заиление прибрежной зоны на зарегулированных акваториях р. Воркуты приводит к образованию обширных мелководий шир. 5—50 м с глубинами 0.5—2.5 м. На таких мелководьях с илистыми грунтами формируются мощные смешанные заросли из рдестов с ряской малой (предел распространения — глубина 0.5—2.5 м); *Potamogeton pectinatus* и *P. berchtoldii* заселяют и бóльшие глубины (4—6 м). Зарегулированные участки р. Воркуты в пределах очага хозяйственного освоения играют роль своеобразных резервуаров накопления биогенов и иловых толщ. С речным стоком иловые массы и биогены разносятся далеко вниз по течению реки — до 120 км, за пределы очага хозяйственного освоения. Здесь наряду со сносом биогенов и грунта с освоенной поймы р. Воркуты ниже основной зоны промышленного комплекса приносимые из зарегулированных акваторий реки избытки азота, фосфора, калия и минеральной взвеси образуют обширные участки с продуктивными иловыми грунтами на галечниках, песках с глиной. Видимо, этими причинами можно объяснить здесь большее, чем выше очага хозяйственного освоения (в отсутствие антропогенного воздействия), развитие макрофитов (*P. pectinatus, P. alpinus*), хотя характер русла, глубина и обилие каменисто-галечниковых грунтов аналогичны последнему. Немаловажен, вероятно, и климатический фактор — расположенный ниже Воркутинского промкомплекса участок р. Воркуты приурочен к лесотундре, где температура выше, а условия для произрастания макрофитов улучшены. В верхнем течении р. Воркуты, где водных растений нет или они очень редки (лишь изредка встречаются единичные особи *P. pectinatus*), увеличение разнообразия флоры макрофитов (появление *P. alpinus, P. berchtoldii* и *Sparganium hyperboreum*) четко скоррелировано с северной границей очага хозяйственного освоения — районом выпаса скота в пойме реки, в 5—7 км выше пос. Цементнозаводского, зоной рекреации, участками выемок грунта, гравия и сетью дорог вдоль речного русла. На этом участке бассейна р. Воркуты начинается снос органики в ее русло и поступление твердого стока с берегов из-за сильной антропогенной эрозии почвенного покрова.

Кроме этих причин массовому развитию, интенсивному расселению гидро- и гидатофитов и акклиматизации вселенцев в различных водоемах и водотоках в очаге хозяйственного освоения на территории Воркутинского р-на в немалой степени способствовали необычайно благоприятные температурные условия в отдельные годы наблюдений. Например, в течение безледных периодов 1988 г. (личное сообщение В. В. Морозова) и 1989 г. (наши данные) водная толща различных местообитаний прогревалась в июле—августе от 12—14 до 22—28 °С. Уровень прогрева водной толщи в эти два года был на 5—9 °С выше обычного для региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арчегова И. Б., Антонов Н. А., Шарков А. Ф. Условия и эффективность кормопроизводства в тундре. Сыктывкар: Коми научн. центр УрО АН СССР, 1988. 120 с. — *Вехов В. Н., Вехов Н. В.* Видовой состав и распределение макрофитов в водоемах окрестностей г. Воркуты (восточная часть Большеземельской тундры) // Биологические науки. М., 1980. 7 с. Деп. в ВИНИТИ 24.03.80, № 1155—80. — *Вехов Н. В.* Фауна и количественное развитие низших ракообразных тундровых водоемов в зоне антропогенного воздействия // Гидробиологический журн. 1983. Т. 19, № 5. С. 40—48. — *Вехов Н. В.* Высшие водные растения северо-востока европейской части СССР и проблема их охраны. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР, 1984. 27 с. Деп. в ВИНИТИ 9.04.1984, № 2115—84. — *Вехов Н. В.* Экологический мониторинг состояния природных вод в заповедниках Крайнего Севера в связи с развитием местных промышленных узлов в регионе и глобальным атмосферным переносом // Экологические, организационные и правовые аспекты заповедного дела СССР. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела Госагропрома СССР, 1986. С. 86—97. — *Вехов Н. В.* Высшие водные и околоводные растения севера и северо-востока европейской части СССР // Флора севера и растительные ресурсы европейской части СССР (Тез. научн. сессии, посвященной 50-летию издания книги И. А. Перфильева «Флора Северного края»). Архангельск: ВГО СССР, 1987а. С. 14—17. — *Вехов Н. В.* Антропогенная эвтрофикация озер Крайнего Севера (причины, экологические последствия и возможные природоохранные мероприятия) // География и природные ресурсы. 1987б. № 2. С. 87—93. — *Вехов Н. В., Кулиев А. Н., Морозов В. В.* Новые и редкие виды высших водных и околоводных растений на востоке Большеземельской тундры // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 12. С. 1619—1620. — *Власова Т. А.* Водоемы Коми АССР, их состояние и охрана от загрязнения // Охрана природы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1961. С. 100—105. — *Власова Т. А.* Гидрологические и гидрохимические условия биологического продуцирования в озерах Харбейской системы // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1976. С. 6—26. — *Гецен М. В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 165 с. — *Дорогостайская Е. В.* Опыт характеристики рудеральной и сорной растительности города Воркуты и его окрестностей // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 7. С. 1015—1021. — *Дорогостайская Е. В.* Сорные растения Крайнего Севера. Л.: Наука, 1972. 172 с. — *Дружинина О. А.* Антропогенная динамика растительного покрова в районах интенсивного освоения Субарктики: Автореф. дис. ...канд. геогр. наук. М., 1983. 25 с. — *Дружинина О. А.* Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 204—231. — *Кулиев А. Н.* Влияние запыленности на растительность тундры в окрестностях г. Воркуты // Научные основы охраны природы. М.: Центр. лаб. охраны природы МСХ СССР, 1977. Вып. 5. С. 22—28. — *Кулиев А. Н.* К изучению влияния запыленности на растительность тундры в окрестностях г. Воркуты // Влияние деятельности человека на природные экосистемы. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР, 1979. С. 67—75. — *Кулиев А. Н.* Растительность выходов известняков долины реки Воркуты // Охрана редких растений и фитоценозов. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР, 1980. С. 15—21. — *Кулиев А. Н., Лобанов В. А.* Распределение пылевидных загрязнений в окрестностях г. Воркуты // Изменение природной среды в связи с деятельностью человека. М.: Центр. лаб. охраны природы МСХ СССР, 1978. С. 83—89. — *Лобанов В. А., Вехов Н. В., Добродеев В. Г., Кулиев А. Н.* О программе исследований антропогенных воздействий на природу тундр на Воркутинском стационаре // Научные основы охраны природы. М.: Центр. лаб. охраны природы МСХ СССР, 1977. Вып. 5. С. 19—21. — *Постовалова Г. Г.* О распространении высших водных растений в пределах северо-востока европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. Вып. 2. С. 84—119. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Ребристая О. В., Токаревских С. А.* Новые данные о распространении водных растений на крайнем северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1967. Т. 62, № 1. С. 98—103. — *Руофф З. Ф.* Типы тундр в районе Воркуты и их связь с многолетнемерзлыми породами // Тр. Северн. отд. ин-та мерзлотоведения АН СССР. Сыктывкар, 1960. Вып. 1. С. 147—168. — *Хантимер И. С.* Водная растительность р. Усы // Изв. Коми фил. ГО СССР. 1964. № 9. С. 55—60.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
Госкомприроды СССР
Москва, Знаменское-Садки

Получено 24 V 1990

УДК 581.526.524 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

О. В. Смирнова, Р. Р. Возняк, О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков,
Н. Я. Носач, Р. В. Попадюк, В. К. Самойленко, Н. А. Торопова

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИАГНОСТИКА И ПРОГНОЗЫ РАЗВИТИЯ ЗАПОВЕДНЫХ ЛЕСНЫХ МАССИВОВ

(на примере Каневского заповедника)

O. V. SMIRNOVA, R. R. VOZNYAK, O. I. EVSTIGNEYEV, V. N. KOROTKOV,
N. Ya. NOSACH, R. V. POPADYUK, V. K. SAMOILENKO, N. A. TOROPOVA.

THE POPULATION DIAGNOSTICS AND PROGNOSIS OF DEVELOPMENT OF PROTECTED FORESTS
(the Kanevsky reservation taken as an example)

Приведены результаты экспериментального лесоустройства Каневского заповедника. Дана оценка состояния популяций всех древесных видов. Выделено 335 вариантов демутационных парцелл, проведена их типизация и составлены прогнозы развития для наиболее представительных вариантов парцелл.

Выделено 40 постоянных площадей для популяционного мониторинга. На основании карт демутационных парцелл, древостоя и подроста составлены прогнозы развития разных частей лесного массива.

Территории современных заповедников в большинстве своем существенно изменены многовековой деятельностью человека. Разная степень нарушенности охраняемых территорий определяет необходимость дифференцированного подхода к таким объектам (Реймерс, Яблоков, 1982). В некоторых случаях введение заповедного режима может привести к восстановлению видового и структурного разнообразия биоценозов, но чаще сопровождается усилением процессов деградации (Смирнова и др. 1987а, б). Разработка дифференцированных методов охраны заповедных территорий разной степени нарушенности должна основываться на определении их положения в сукцессионно-демутационных рядах. Методы современной популяционной биологии растений в сочетании с методами фитоценологии и лесоведения позволяют моделировать устойчивую структуру первичных лесных массивов (доагрикультурного типа) и оценить степень отклонения конкретных массивов или их частей от устойчивого состояния (Смирнова и др., 1989).

В данной работе были поставлены задачи: оценить степень нарушенности массива в целом и его частей, составить прогнозы развития демутационных процессов и предложить систему организации популяционного мониторинга. Полигоном для исследований послужили грабовые леса Каневского заповедника, сформировавшиеся на месте зональных полидоминантных дубово-грабовых лесов Правобережья Днепра (Растительность..., 1980; Любченко, 1981; Любченко, Бортняк, 1986). Работа в полном объеме оформлена как материалы экспериментального лесоустройства и выполнена Киевским лесоустроительным предприятием ВО «Леспроект» совместно с Проблемной биологической лабораторией Московского госпединститута им. В. И. Ленина в 1987—1988 гг.

Методические подходы и методика работы

При разработке методики мы исходили из представлений о климаксовом широколиственном ценозе как мозаике разновозрастных разновидовых парцелл, сменяющих друг друга во времени и пространстве. Ведущим фактором в организации каждой парцеллы выступает один или несколько возрастных популяционных локусов древесных видов (Смирнова и др., 1988, 1989). Понятие «парцелла» используется здесь в трактовке Н. В. Дылиса и др. (1964). Внесены только уточнения, связанные с характеристикой преобладающих возрастных состояний в популяционных локусах древесных видов.

В процессе деградации климаксовых ценозов прерывается нормальный оборот поколений, прежде всего видов древесной синузии, что проявляется в изменении возрастного состава популяции в целом, а также в изменении плотности, состава, строения, размеров и взаимного размещения популяционных локусов. Такие преобразования популяций в древесной синузии приводят к принципиальным изменениям парцеллярной организации лесного ценоза. В крайних вариантах деградации лесной ценоз может быть представлен искусственно созданным относительно однородным крупным контуром. Состоит такой контур из одного, реже немногих, популяционных локусов древесных видов. По основным признакам он соответствует возрастной парцелле, которая, однако, имеет неестественно большие размеры, обусловленные площадью лесосек и прочих воздействий.

При введении заповедного режима начинаются процессы демутаций, которые (при отсутствии пожаров, массовых эпифитотий, эпизоотий, ветровалов и прочего) обычно приводят к появлению мелкоконтурности вследствие асинхронного развития, старения и отмирания деревьев. Членение древесной синузии на возрастные популяционные локусы является основой для выделения возрастных парцелл. Подчеркивая естественный процесс фрагментации однородных нарушенных ценозов, мы назвали возрастные парцеллы демутационными (термин Н. В. Дылиса, 1978). Демутационной парцеллой считали контур лесного массива с одинаковыми доминантами и содоминантами во всех ярусах. В такой трактовке демутационная парцелла соответствует ценозу с точки зрения доминантного подхода к классификации сообществ (Работнов, 1983). В лесных массивах, относимых лесоводами к категориям условно разновозрастных и одновозрастных (практически весь заповедный фонд европейской части СССР состоит из таких лесов), в качестве наиболее информативной единицы целесообразно использовать демутационную парцеллу как элементарную структуру в демутационных процессах.

Сбор материала проводился в 3 этапа. На 1-м этапе на основе материалов типового лесоустройства осуществлялось маршрутное обследование массива и отмечались основные варианты демутационных парцелл, их размеры, доминанты и содоминанты по ярусам. Наиболее разнообразная в типологическом и демутационном отношении часть массива была выбрана для сплошного парцеллярного картирования. Опыт исследования широколиственных лесов Украины и России показал, что для массивов с преобладанием малонарушенных ценозов целесообразно использовать картографическую основу М 1 : 1000 или 1 : 2500. Для нарушенных лесов с выровненной структурой — лесоустроительные планшеты М 1 : 5000 или М 1 : 10 000. В Каневском заповеднике парцеллярная съемка проводилась в масштабе 1 : 5000 (рис. 1, *А*).

На 2-м этапе было проведено картирование демутационных парцелл в массиве на площади 658.1 га. Съемка осуществлялась маршрутным методом по ходовым линиям. В качестве ходовых линий использовали квартальные просеки, дороги, таксационные визиры. Расстояние между ходовыми линиями до 50 м, а при плохой видимости (густой подрост и подлесок) — 20—30 м. Таксационные визиры промерялись вешками через каждые 50 м. На карту наносили каждый однородный контур площадью не менее 1000 м^2. Для каждого контура составляли списки деревьев, кустарников по ярусам, а также трав. У деревьев и кустарников определяли господствующее возрастное состояние (по ярусам) и количественное участие каждого вида в каждом ярусе в баллах по шкале покрытия—обилия Ж. Браун-Бланке (по: Б. М. Миркин и др., 1989). Доминирующими считались виды с покрытием 50 % и более (баллы 4 и 5), содоминирующими — с покрытием более 5 % (баллы 2 и 3). В травяном покрове определяли общее проективное покрытие и количественное участие видов по той же шкале.

Ярусное членение картируемого массива проводили с учетом ярусной структуры менее нарушенных широколиственных лесов правобережья Днепра.

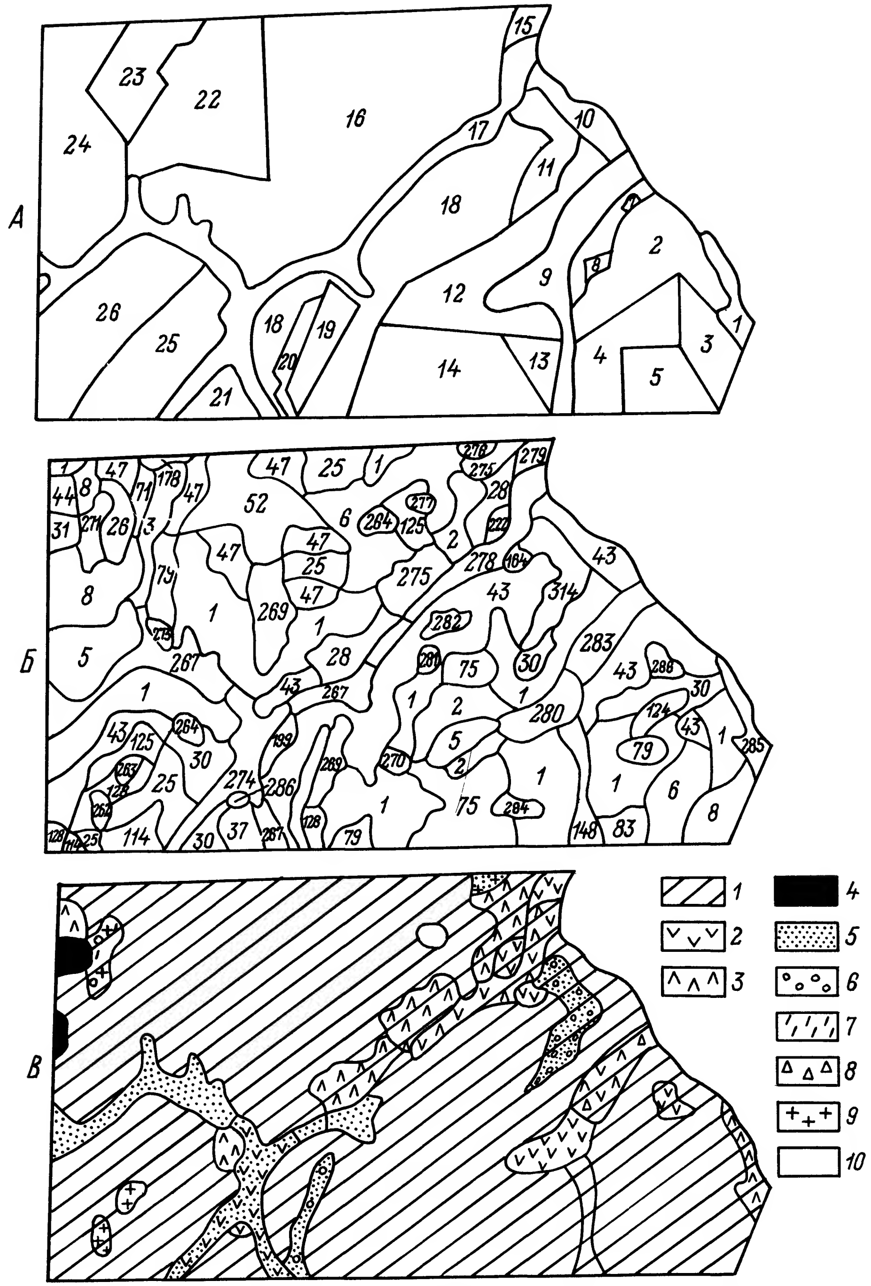


Рис. 1. Фрагменты карт грабовых лесов Каневского заповедника (кв. 13) М 1 : 10 000.

А — таксационная основа. *Цифры* — номера таксационных выделов. *Б* — карта демутационных парцелл. *Цифрами* обозначены номера парцелл. *В* — карта древостоя (I и II ярусы). *1* — граб обыкновенный, *2* — осина, *3* — береза бородавчатая, *4* — все широколиственные виды, *5* — липа сердцевидная, *6* — дуб черешчатый, *7* — ясень обыкновенный, *8* — ильм шершавый, *9* — клены остролистный и полевой, *10* — I и II ярусы отсутствуют. *Г* — карта размещения подроста (III и IV ярусы). *11* — клены (IV ярус), *12* — клены (III ярус), *13* — граб обыкновенный (IV ярус), *14* — граб обыкновенный (III ярус), *15* — дуб черешчатый, *16* — липа сердцевидная, *17* — осина, *18* — ильм шершавый, *19* — ясень обыкновенный, *20* — лещина, *21* — III и IV ярусы отсутствуют. *Д* — карта травяного покрова (V яруса). Ассоциации: *22* — мертвопокровная, *23* — мятликово-дубравная или звездчатко-мятликово-дубравная, *24* — волосистоосоковая или волосистоосоково-ландышевая, *25* — волосистоосоково-зеленчуково-снытевая, *26* — снытево-пролесниково-черемшовая, *27* — снытевая или пролесниково-снытевая, *28* — волосистоосоково-черемшовая, *29* — лугово-разнотравно-злаковая.

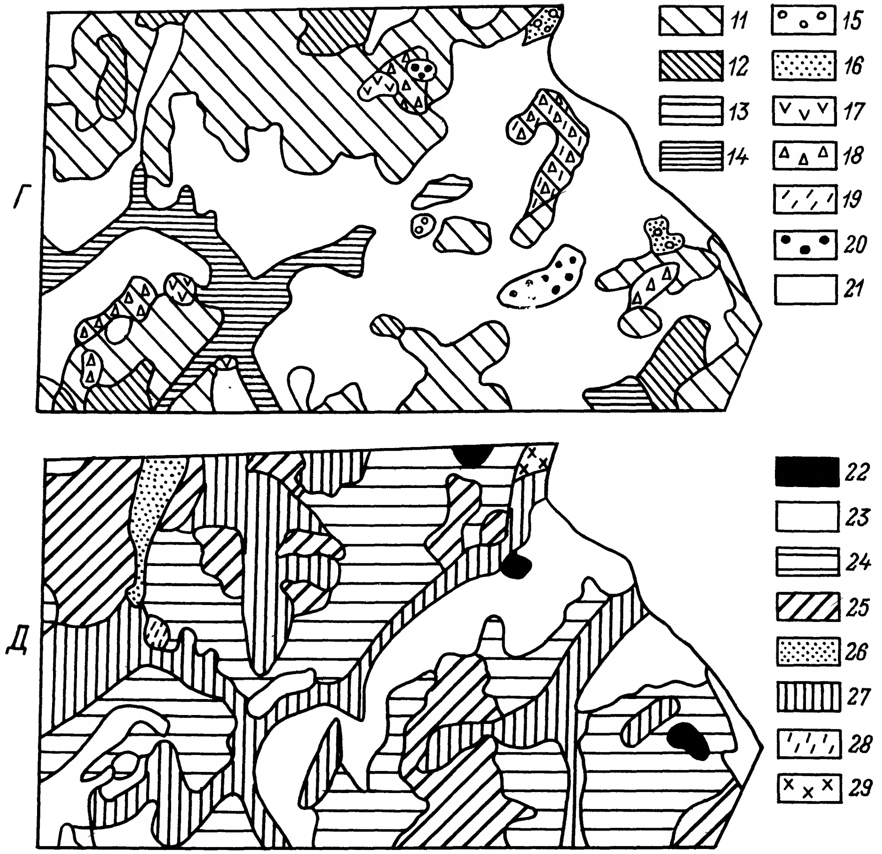


Рис. 1 (*продолжение*).

В таких лесах I ярус составляют средневозрастные и старые генеративные особи деревьев первой величины: *Quercus robur, Fraxinus excelsior, Tilia cordata, Acer platanoides, Betula pendula, Populus tremula*; II ярус — генеративные особи деревьев второй величины: (*Carpinus betulus, Acer campestre, Ulmus*) и молодые генеративные особи деревьев первой величины; III ярус — виргинильные особи всех древесных видов и генеративные особи кустарников; IV ярус — имматурные особи второй подгруппы всех деревьев и виргинильные особи кустарников; V ярус — имматурные особи первой подгруппы и ювенильные особи деревьев и кустарников. Сюда же включены все травы.

В сильно нарушенных лесах средневозрастные и старые генеративные особи деревьев первой величины могут отсутствовать. В этом случае выделяется верхний ярус из наиболее высоких деревьев второй величины.

По составленной карте определили площадь каждого контура. Контуры с одинаковыми доминантами и содоминантами в каждом ярусе объединяли в один вариант демутационных парцелл (рис. 1, *Б*). Все варианты парцелл пронумерованы и помечены 4-цифровым шифром. Первая цифра характеризует состав доминантов и содоминантов I и II ярусов, вторая — состав доминантов и содоминантов III яруса, третья — состав IV яруса, четвертая — доминанты травяного покрова. Например, шифр парцеллы 1—0—0—3 означает, что верхний ярус составляют средневозрастные и старые генеративные особи граба, III и IV ярусы отсутствуют, а в травяном покрове доминирует осока волосистая. Пояснения к шифру каждого варианта парцелл приводятся в легенде карты.

Последующая генерализация карты демутационных парцелл отражена в серии карт. Карта древесного полога составлена путем объединения парцелл с однотипным составом I, II или верхнего яруса (рис. 1, *В*); карта подроста — с однотипным III и IV ярусами (рис. 1, *Г*). Карта травяного покрова объединяет парцеллы с одинаковыми доминантами трав (рис. 1, *Д*).

На 3-м этапе работы были проведены подробные популяционные исследования на существующих и вновь созданных постоянных площадях с учетом их принадлежности к наиболее характерным вариантам парцелл. Постоянные пробные площади предназначены для организации популяционного мониторинга. Общее число пробных площадей, достаточное для анализа массива Каневского заповедника, — 40 шт., а их размер от 0.1 до 1.0 га. Описание ценопопуляций древесных видов проводилось по методике общей для всех растений (Ценопопуляции растений, 1976, 1988) со специальными дополнениями для древесных видов (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Полтинкина, 1985; Диагнозы. . ., 1990). Все древесные растения по высоте были разделены на две фракции: 1 — до 50 см; 2 — более 50 см. Учет численности и возрастного состава особей первой фракции проводили на площадках 100 м^2 в 5-кратной повторности, второй фракции — сплошным пересчетом на всей площади пробы. Для каждой особи определяли возрастное состояние, жизненность по 4-балльной шкале (нормальная, пониженная, низкая, сублетальная), происхождение (семенное, вегетативное: порослевое, ксилоризомное, корнеотпрысковое). Все данные пересчитаны на 1 га. На каждой площади по парцеллам два раза в сезон проводили описание травяного покрова.

Результаты и их обсуждение

Демутационное картирование на площади 658.1 га выявило 335 вариантов парцелл. Наиболее разнообразны в них I, II или верхний ярусы. В этих ярусах выделены 68 сочетаний широколиственных и мелколиственных видов. Такое разнообразие обусловлено лесохозяйственной деятельностью до начала заповедания (территория впервые заповедана в 1931 г.). В III ярусе выделено 26, а в IV — 20 вариантов сочетаний древесных видов. Упрощение состава подроста связано, с одной стороны, с выравниванием (синхронизацией развития) древесного полога рубками и отсутствием достаточного количества окон возобновления, а с другой — с малой численностью деревьев большинства видов.

Несмотря на большое число сочетаний видов в древостое, общий характер лесного массива определяется абсолютным преобладанием граба обыкновенного (табл. 1). Так, 64.9 % закартированной площади занимают парцеллы, где в верхнем ярусе господствует граб, на 31.2 % площади граб — содоминант с другими видами. Господство граба является следствием многократных сплошных рубок, способствующих его возобновлению вегетативным (пневая поросль) и семенным способами (Наконечный, 1969; Любченко, Самойленко, 1981). Парцеллы с участием *Quercus robur, Tilia cordata, Fraxinus excelsior, Acer platanoides, A. campestre* и ильмовых представляют собой либо старовозрастные культуры, либо насаждения, сформированные рубками ухода на естественно заросших лесосеках и пашнях. На заросших пашнях, а также на эродированных склонах в древостое значительно увеличивается участие березы и осины.

По особенностям ярусной организации все парцеллы можно объединить в два крупных типа: 1) без подроста (отсутствуют особи высотой более 50 см), 2) с подростом. В грабовых лесах подрост отсутствует на 49.7 % площади. Парцеллы без подроста относятся к монодоминантным (граб) и полидоминантным вариантам парцелл по древесному ярусу. Абсолютное господство граба в верхнем (в монодоминантных парцеллах) или во втором (в полидоминантных парцеллах) ярусах создает наиболее неблагоприятную обстановку для развития

ТАБЛИЦА 1

Современное состояние древостоя в грабовых лесах

Обобщенный состав I и II или верхнего ярусов	Площадь	
	га	%
Граб	392.99	64.9
Граб с участием широколиственных видов (в разных пропорциях)	70.29	11.6
Широколиственные виды без граба	15.44	2.6
Мелколиственные виды без граба	4.11	0.7
Мелколиственные и широколиственные виды без граба	4.02	0.6
Мелколиственные виды с грабом	24.21	4.0
Мелколиственные и широколиственные виды с грабом	94.55	15.6
Общая площадь закартированного массива, имеющего верхний ярус	605.61	100.0

ТАБЛИЦА 2

Площадь распространения разных видов и разных возрастных состояний в лесах Каневского заповедника*

Виды	Возрастные состояния							
	имматурное 2-й подгруппы		виргинильное		молодое генеративное		средневозрастное и старое генеративное	
	га	%	га	%	га	%	га	%
Quercus robur	3.2	0.49	1.0	0.15	39.2	5.99	100.3	15.24
Fraxinus excelsior	15.8	2.40	2.9	0.44	6.1	0.93	6.2	0.94
Tilia cordata	2.1	0.32	13.9	2.11	12.4	1.83	7.6	1.16
Ulmus glabra	42.2	6.41	11.8	1.79	1.0	0.15	1.2	0.18
Betula pendula	3.2	0.49	2.2	0.33	1.4	0.21	36.9	5.61
Populus tremula	7.1	1.08	—	—	—	—	21.9	3.33
Carpinus betulus	10.9	1.66	36.6	5.66	19.3	2.93	596.3	90.61
Acer platanoides	205.9	31.29	62.5	9.50	22.2	3.37	94.1	14.30
A. campestre	137.7	20.92	31.3	4.76	3.7	0.56	2.0	0.30
Corylus avellana	—	—	—	—	—	—	20.7	3.15

---

* Площадь, занятая особями каждого вида в каждом возрастном состоянии, рассчитывалась вне зависимости от присутствия других видов.

подроста. На остальной площади массива имматурный подрост занимает 31.4 %, а виргинильный — 18.9 %.

Распределение подроста по видам и возрастным состояниям (табл. 2, рис. 1, *Г*) показывает, что наиболее успешно под пологом теневых лесов с господством граба возобновляются теневыносливые виды: клены остролистный и полевой. Менее теневыносливые виды граб, ясень и ильм, если и присутствуют в подросте, то обычно отстают в росте и отмирают под пологом кленов (Евстигнеев, 1988). Необходимо отметить слабое возобновление эдификаторов широколиственных лесов: дуба, ясеня, липы. Такая ситуация в будущем может привести к полному исчезновению этих видов из большинства сообществ, несмотря на заповедный режим. Небольшие площади с виргинильным подростом большинства широколиственных деревьев представляют сообщества на месте бывших сенокосов, огородов, садов.

По встречаемости в сообществах и плотности существующих популяций все древесные виды можно разделить на 3 группы. В 1-ю группу входят виды с высокой плотностью популяций и высокой встречаемостью. К этой группе относятся: *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Carpinus betulus*. Как правило, эти виды в массиве имеют полночленные возрастные спектры (табл. 3). Во 2-ю группу объединены виды со средней плотностью и встречаемостью (ясень, ильм, липа). 3-ю группу составляют дуб, береза, осина, черешня *Cerasus avium*, груша *Pyrus communis*, яблоня *Malus sylvestris*. Для них характерна низкая плотность популяций и низкая встречаемость.

ТАБЛИЦА 3

Усредненные возрастные спектры и встречаемость древесных видов (на 38 пробных площадях)

Виды	Плотность, экз./га									Встречаемость, %			
	j	im₁	im₂	v₁	v₂	g₁	g₂	g₃	s	j+im₁	v+im₂	g+s	j+im+v+g+s
Acer platanoides	9589.5	5638.2	661.5	149.9	39.4	14.1	12.9	6.2	0.4	100.0	73.7	55.3	100.0
A. campestre	117.9	960.7	86.8	25.6	10.1	1.6	0.5	2.3	0.4	92.1	42.1	34.2	94.7
Carpinus betulus	77.4	255.6	8.3	3.2	5.7	13.7	73.9	417.0	198.3	60.5	63.2	100.0	100.0
Fraxinus excelsior	292.9	27.5	—	—	—	0.9	4.8	7.6	0.8	42.1	—	28.9	52.6
Quercus robur	7.0	—	—	—	—	—	0.6	1.1	0.7	13.1	—	18.4	23.7
Tilia cordata	1.3	43.2	2.0	0.7	0.3	—	1.7	3.5	0.2	36.8	10.5	15.8	39.5
Ulmus glabra	16.3	281.9	12.5	2.5	0.8	0.6	0.4	2.7	—	65.8	21.1	31.6	76.3
Betula pendula	—	—	—	—	—	—	—	4.3	—	—	—	7.9	7.9
Populus tremula	—	—	—	—	—	—	0.1	—	—	—	—	2.6	2.6
Cerasus avium	4.0	3.3	—	—	—	—	—	—	—	2.6	—	—	2.6
Pyrus communis	0.5	2.6	—	—	—	—	—	—	—	2.6	—	—	2.6
Malus sylvestris	—	0.9	—	—	—	—	—	—	—	2.6	—	—	2.6
Corylus avellana	20.6	51.4	8.7	—	—	—	—	—	—	47.4	23.7	—	50.0
Euonymus verrucosa	—	253.8	—	—	—	—	—	—	—	—	76.3	—	76.3
Swida sanguinea	—	47.2	—	—	—	—	—	—	—	—	28.9	—	28.9
Sambucus nigra	—	14.9	—	—	—	—	—	—	—	—	15.8	—	15.8

Анализ возрастного состава популяций древесных видов (табл. 3, рис. 2) дает возможность понять причины дальнейшей деградации лесного массива заповедника.

Quercus robus. Все возрастные спектры популяций данного вида прерывисто неполночленные. Основную часть популяций составляют средневозрастные и старые генеративные особи. Молодое поколение эпизодически появляется, но редко доживает до имматурного состояния. Основная причина гибели — низкая освещенность под пологом взрослых особей (0.2—2.0 % от полной). При такой освещенности дуб отмирает на 3—4-й год жизни (Евстигнеев, 1988). Площадь парцелл с участием дуба составляет 143.9 га (эта площадь получена суммированием площадей всех парцелл, где отмечен дуб, независимо от количественного участия других видов). Из этой площади 99.5 % приходится на культуры разного возраста. Две трети культур имеют возраст 100 и более лет, в них давно сформировался II ярус из порослевого граба, который и создает очень сильное затенение. Виргинильного и имматурного подроста здесь практически нет. Меньшая часть площади занята культурами с возрастом 20—30 лет (27.8 %), подрост дуба отсутствует.

Fraxinus excelsior. Этот вид более теневыносливый и большее количество молодых особей может дожить до имматурного и виргинильного возрастных состояний. Жизненность их низкая, и большая часть особей погибает в первые 5—10 лет жизни (Евстигнеев, 1988). В целом возрастные спектры ясеня, как и дуба, прерывисто неполночленные. Площадь парцелл с участием генеративных особей ясеня очень мала (табл. 2), но плотность популяций значительно выше, чем у дуба (табл. 3). Это объясняется особенностями ведения лесного хозяйства до организации заповедника. Ясень реже, чем дуб, вводился в культуры, и большинство его популяций представляет собой естественное возобновление в культурах дуба.

Tilia cordata. Популяции липы, как и двух предыдущих видов, прерывисто неполночленные. Семена прорастают довольно плохо и проростки появляются редко (Чистякова, 1979). Большая часть их гибнет, не переходя в ювенильное состояние. Однако хорошо выраженная способность к вегетативному размножению позволяет пополнять популяции новыми особями. Площадь парцелл с участием виргинильных и молодых генеративных особей составляет 26.3 га, что значительно больше соответствующих площадей с участием ясеня. Большинство этих парцелл — молодые культуры липы или порослевое поколение липы в культурах дуба. Небольшая площадь популяций липы при неспособности к широкой семенной инвазии делает положение вида в массиве весьма нестабильным (Чистякова, 1979).

Ulmus glabra. Популяции ильма по возрастному составу близки к популяциям рассмотренных видов. Однако площадь парцелл с участием имматурных особей значительно больше, чем у ясеня и липы. Это связано с несколько большей теневыносливостью ильма в молодости. Способность быстро реагировать на увеличение освещенности под пологом леса вследствие изреживания верхнего яруса граба приводит к тому, что доля парцелл с участием виргинильных особей этого вида вне лесных культур заметно больше чем у дуба, ясеня, липы.

Betula pendula. В лесах заповедника существуют два варианта возрастных спектров популяций данного вида. Первый, наиболее часто встречающийся, представлен только старыми генеративными особями. Это березняки, возникшие после сплошных рубок, в которых по мере взросления сформировался второй ярус из порослевого граба. В настоящее время береза интенсивно отмирает. К таким же ситуациям близки березняки, возникшие при зарастании обнажений в растущих оврагах. Второй вариант включает популяции с имматурными, виргинильными и молодыми генеративными особями. Он характеризует инвазию березы на открытые пространства с покровом из луговых трав. Общая площадь парцелл с участием березы 43.7 га. Большая часть их представлена стареющими популяциями (36.9 га) и лишь 6.8 га приходится на молодые.

Populus tremula. Возрастные спектры осины аналогичны возрастным спектрам березы в сомкнутых сообществах. В вывальных окнах появляются ювенильные и имматурные особи вегетативного происхождения — корневые отпрыски. Старовозрастные популяции осины возникли после сплошных рубок или в процессе зарастания оврагов.

Состояние популяций всех рассмотренных видов свидетельствует о непрекращающемся процессе деградации из-за неудовлетворительного возобновления. Заповедный режим, при котором исключены любые меры по содействию возобновлению, не способствует расселению этих видов. Небольшое распространение парцелл со взрослыми особями дуба, ясеня, липы не обеспечивает естественной инвазии этих видов в периодически возникающих окнах распада.

Carpinus betulus. Современное состояние лесов заповедника характеризуется абсолютным господством граба. Парцеллы с участием средневоз-

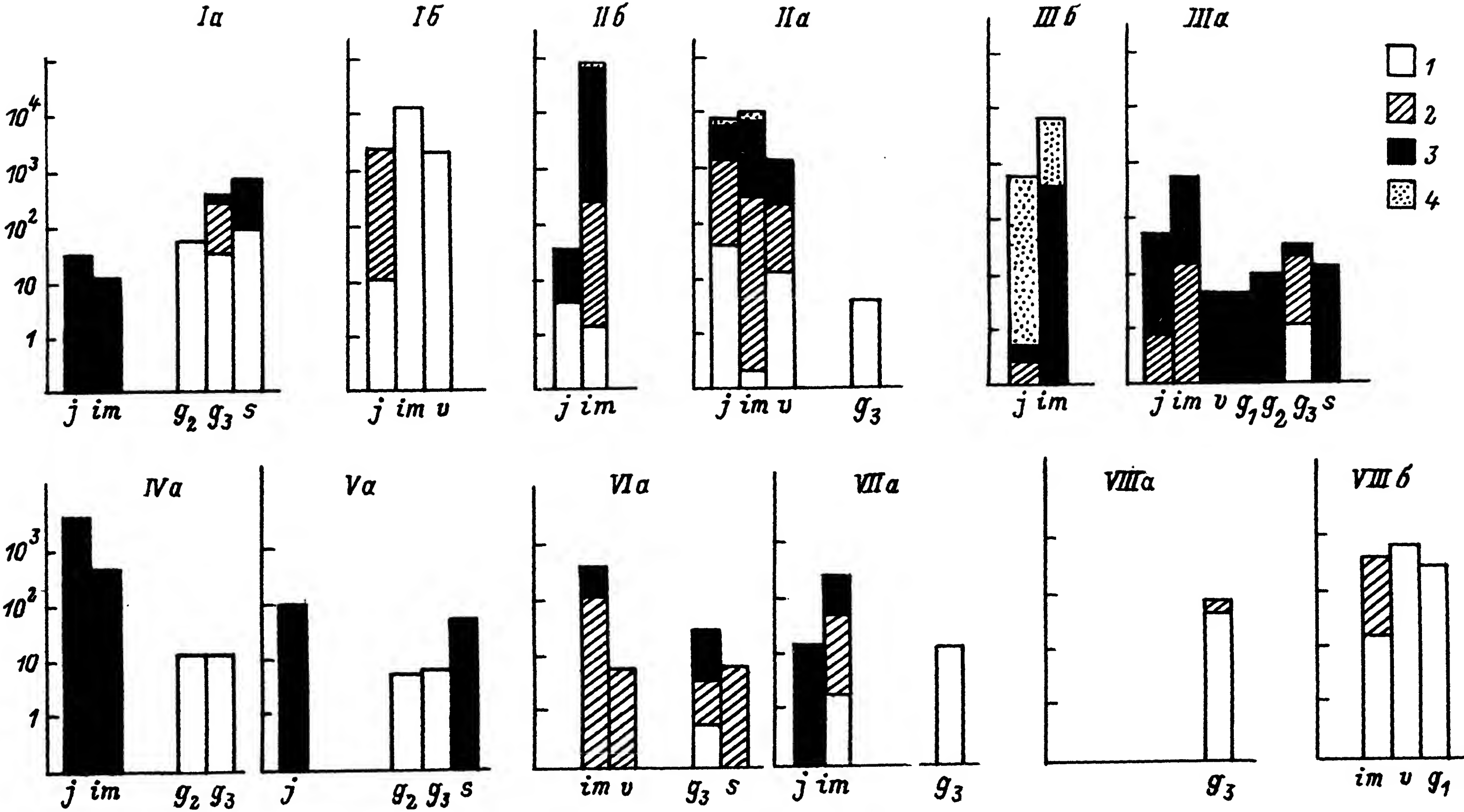


Рис. 2. Возрастные спектры популяций деревьев широколиственных лесов.

I — граб обыкновенный, *II* — клен остролистный, *III* — ясень обыкновенный, *IV* — ясень обыкновенный, *V* — дуб черешчатый, *VI* — липа сердцевидная, *VII* — ильм шершавый, *VIII* — береза бородавчатая. Жизненность: *1* — нормальная, *2* — пониженная, *3* — низкая, *4* — сублетальная; *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — виргинильные, g_1, g_2, g_3 — молодые, средневозрастные и старые генеративные, *s* — сенильные деревья. Индексом *а* — помечены популяции из лесного массива, индексом *б* — популяции на заброшенных сельхозугодьях. По оси абсцисс отложены возрастные состояния, по оси ординат — десятичный логарифм численности.

растных и старых генеративных особей занимают площадь 596.3 га, из которых 393 га — монодоминантные грабняки. На площади 194 га I-й ярус из дуба, ясеня, клена остролистного еще сохраняется, но его численность значительно меньше численности граба во II-м ярусе. Во всех парцеллах с доминированием граба его популяции неполночленные (рис. 2). Имматурный и виргинильный подрост встречается лишь на 7.3 % закартированной площади. Площадь парцелл с участием молодых генеративных особей составляет 3 % площади всех парцелл с грабом. Эти парцеллы — результат заселения открытых пространств после введения заповедного режима.

Acer platanoides. Особое положение в лесах заповедника занимают популяции клена остролистного. По площади парцелл с участием средневозрастных и старых генеративных особей этот вид близок к дубу. Однако по площади парцелл с имматурными и виргинильными особями он занимает первое место. Большая теневыносливость и хорошая расселяемость обеспечивает клену массовое распространение по всему массиву. Именно подрост клена остролистного (при участии клена полевого) образует основные варианты локусов возобновления (табл. 2, 3).

Кустарники. В составе современных лесов заповедника встречаются *Corylus avellana, Euonymus verrucosa, Sambucus nigra, Swida sanguinea.* Ни один из этих видов не играет заметной роли в сообществах. Неполночленные возрастные спектры популяций и малая плотность свидетельствуют о сильном подавлении этих видов искусственно созданным однородным верхним ярусом.

Анализ карты подроста показал, что большая его часть (72 %) имеет имматурное, меньшая (28 %) — виргинильное возрастное состояние. Господствующее положение в парцеллах с нормально развитым подростом занимают клены остролистный и полевой — 73.7 %. Значительно меньшая часть приходится на парцеллы, где с кленами соседствуют другие широколиственные виды (8 %), или подрост состоит только из граба (5 %), из кленов с ясенем (2 %) и из кленов с грабом (1.5 %). Очевидно, что состояние массива в ближайшем будущем будет определяться виргинильным подростом. Среди виргинильного подроста абсолютное преобладание принадлежит видам кленов и в первую очередь клену остролистному. Незначительную долю среди виргинильного подроста составляют граб и ильм (табл. 2).

Анализ карты травяного покрова (рис. 1, *Д*, табл. 4) показывает, что разнообразие ассоциаций невелико. По площади преобладают волосистоосоковые, волосистоосоково-снытевые и снытево-пролесниковые варианты ассоциаций. Отсутствие световой мозаики (окон возобновления) и мозаики ветровально-

ТАБЛИЦА 4

Распространенность основных вариантов ассоциаций грабовых лесов Каневского заповедника

Варианты ассоциаций	Площадь	
	га	%
Дубравно-мятликовая со звездчаткой ланцетолистной	45.8	6.96
Волосистоосоковая с ландышем и волосистоосоковая с зеленчуком	417.4	63.43
Волосистоосоково-снытево-черемшовая и волосистоосоково-черемшовая	45.5	6.91
Снытево-пролесниково-черемшовая и снытево-пролесниковая	129.2	19.63
Луговая и прочие	20.2	3.07

почвенных комплексов (завершение онтогенеза дерева) привело к тому, что разнообразие микроместообитаний сильно сократилось. Доминанты травяного покрова *Carex pilosa, Aegopodium podagraria, Mercurialis perennis, Allium ursinum* стали выступать экологическими индикаторами более крупной неоднородности и отражают особенности разных форм мезорельефа. В табл. 4 варианты ассоциаций 1—4 расположены в ряд по мере увеличения влажности и богатства почв от плакорных участков вниз по склону до дна оврагов.

Сравнение карт древостоя, подроста и травяного покрова показывает, что на момент исследования отсутствует тесная связь между однородными контурами в разных ярусах массива. Они развиваются относительно независимо. Однако для каждой локальной ситуации возможно предсказать наиболее вероятный путь развития в ближайшем будущем. Зная длительность онтогенеза основных лесообразующих видов, темпы развития подроста при разных уровнях освещенности и влажности, прогноз для каждого типа демутационных парцелл будет вполне обоснованным. Именно поэтому карта демутационных парцелл — это удобный инструмент для мониторинга в масштабе всего массива.

Все разнообразие демутационных парцелл можно объединить в несколько вариантов смен растительного покрова: 1) смена граба кленом остролистным, 2) смена граба кленами и ильмом, 3) смена граба кленами остролистным и полевым. Первый вариант смены широко распространен в снытевых и волосистоосоково-снытевых ассоциациях на склонах разных экспозиций за исключением южной. Второй вариант приурочен лишь к нижним частям склонов (более влажные снытево-пролесниково-черемшовая и снытево-пролесниковая ассоциации), что связано с особенностями экологии ильма. Третий вариант представлен в наиболее сухих местообитаниях на плакорах и пологих частях склонов разных экспозиций (Коротков, 1987).

Заключение

Введение заповедного режима на территории, сильно преобразованной рубками, посадками, распашками приводит к тому, что спонтанное восстановление не обеспечивает сохранности всего комплекса видов. Это проявляется в критическом состоянии популяций древесных эдификаторов сообществ зонального типа. В Каневском заповеднике это дуб черешчатый, ясень обыкновенный, липа сердцевидная.

Постепенный распад предельно упрощенных сообществ приводит к формированию мелкоконтурных демутационных парцелл, где условия благоприятны лишь для возобновления наиболее теневыносливых видов. Дальнейший распад, несмотря на смену доминирующих видов и усиление возрастной дифференциации, не сопровождается ростом видового разнообразия в большинстве сообществ. Сохранение существующих тенденций демутационных изменений приведет к замене монодоминантных грабовых лесов столь же однообразными монодоминантными кленовниками.

Вероятно, заповедники с сильно нарушенной видовой, возрастной и пространственной структурой сообществ целесообразно относить к заповедникам экспериментального типа (Реймерс, Яблоков, 1982). На основе анализа разнообразия демутационных парцелл, их размещения и занимаемой ими площади в массиве можно разработать систему мероприятий по содействию возобновлению видов, находящихся в критическом состоянии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья. М.: Изд-во МГПИ им. Ленина, 1990. 106 с. — *Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 172 с. — *Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М.* О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 4. С. 65—72. — *Евстигнеев О. И.* Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при разной освещенности // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 12. С. 1730—1736. — *Заугольнова Л. Б.* Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 81—102. — *Коротков В. Н.* Демутационные процессы в грабовых лесах Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Зоология и ботаника. М.: Наука, 1987. С. 75—79. — *Любченко В. М.* Грабовий ліс Канівського заповідника // Укр. ботан. журн. 1981. Т. 37, № 1. С. 22—26. — *Любченко В. М., Бортняк М. М.* Рослинність Канівського державного заповідника (за данними великомасштабного геоботанічного картування) // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 5. С. 16—20. — *Любченко В. М., Самойленко В. К.* Граб обыкновенный в древостоях Каневского заповедника // Лесоведение. 1981. № 2. С. 35—41. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с. — *Наконечный В. С.* Роль запаса семян в подстилке в возобновлении грабовых дубрав // Лесоведение. 1969. № 4. С. 77—80. — *Полтинкина И. В.* Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 2. С. 79—88. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с. — *Растительность* европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с. — *Реймерс Н. С., Яблоков А. В.* Словарь терминов и понятий, связанных с охраной природы. М.: Наука, 1982. 205 с. — *Смирнова О. В., Чистякова А. А., Дробышева Т. И.* Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины // Журн. общ. биологии. 1987а. Т. 48, № 2. С. 200—212. — *Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Митрофанова М. В.* Організація в просторі та часі різновікових широколистяних лісових ценозів // Укр. ботан. журн. 1987б. Т. 44, № 5. С. 43—47. — *Смирнова О. В., Попадюк Р. В., Чистякова А. А.* Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1423—1433. — *Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В.* Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биол. науки. 1989. № 11. С. 48—58. — *Чистякова А. А.* Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 85—98. — *Ценопопуляции растений*: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 217 с. — *Ценопопуляции растений* (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Московский государственный
педагогический институт им. В. И. Ленина

Получено 12 II 1990

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.1(571.15)

© 1991 г.

Ю. А. Котухов

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *STIPA* (*POACEAE*) ИЗ ЮЖНОГО АЛТАЯ

Ju. A. KOTUKHOV. THE NEW SPECIES OF *STIPA* (*POACEAE*) FROM THE SOUTHERN ALTAI

Описаны два новых вида из рода *Stipa* по материалам с юго-востока Южного Алтая.

Stipa sczerbakovii **Kotuch. sp. nov.** (sect. *Leiostipa* Dumort.). — Planta perennis, caespitosa, 45—85 cm alt.; culmi prope basin vaginis griseis foliorum emortuorum vestiti, nodis e vaginis exsertis, sub nodis breviter pilosi. Foliorum radicalium laminae complicatae, 0.4—0.5 mm in diam., extus plus minusve brevissime et rigide setulosae, intus dense breviter pilosae; vaginae foliorum caulinorum glabrae, foliorum radicalium — breviter pubescentes; ligulae foliorum radicalium 0.3—2 mm lg., caulinorum — 2.2—4.2 mm lg., extus pilosae, rarius (folia caulina) subglabrae, apice ciliatae. Panicula ad 20—40 cm lg., congesta vel paulo diffusa, e vagina folii supremi parum dilatata (3—4 mm lt.) exserta; glumae 15—25 mm lg., longe acutatae, parum inaequales, glabrae, laeves vel sublaeves; lemmata 8.5—9 mm lg. (cum callo), striis pilosis longitudinalibus 7 bene separatis; pilorum coronula ad basin aristae bene evoluta; callus dense pilosus, ad 2 mm lg.; arista 9—10 cm lg., duplo geniculate curvata, in parte inferiore pilis 0.2—0.3, in parte superiore — 0.5—0.8 mm lg. tecta; antherae 3.5—4 mm lg.

Typus: Altai Australis, brachia austro-orientalia jugi Azutau, montes Bulgartabaty, 600 m s. m., locus Sargalym, steppa fruticeto-graminosa lapidosa, 16 VI 1988, J. Kotuchov (LE).

Affinitas. Speciebus *S. korshinskyi* Roshev. et *S. daghestanica* Grossh. affinis est, sed foliis innovationum ligulis longioribus, a *S. korshinskyi* insuper foliis intus brevissime pilosis (non aculeolatis), a *S. daghestanica* — lemmatis brevioribus (8.5—9, non 10—12 mm lg.) differt.

Area geographica. Altai Australis, jugum Azutau. Planta probabiliter endemica anguste localis.

Speciei nomen in honorem cl. B. V. Sczerbakovii — eruditi biologici Kazachstaniae datum est.

Многолетнее дерновинное растение 45—85 см выс.; стебли у основания одеты серыми влагалищами отмерших листьев с выступающими из влагалищ узлами, под узлами коротковолосистые. Пластинки листьев, сложенные вдоль, 0.4—0.5 мм диам., снаружи более или менее покрыты короткими жесткими щетинками, внутри густо коротковолосистые; влагалища стеблевых листьев голые, прикорневых — коротко опушены волосками; язычки прикорневых листьев 0.3—2 мм дл., стеблевых 2.2—4.2 мм дл., снаружи волосистые, реже (у стеблевых листьев) почти голые, на верхушке реснитчатые. Метелка до 20—40 см дл., сжатая, узкая или слабо раскидистая, выступающая из слабо расширенного (3—4 мм шир.) влагалища верхнего листа; колосковые чешуи 15—25 мм дл., длиннозаостренные, немного неравные, голые, гладкие или почти гладкие; нижние цветковые чешуи 8.5—9 мм дл. (вместе с каллусом), с хорошо обособленными продольными полосками волосков; коронка волосков у основания ости хорошо развитая; каллус густоволосистый, до 2 мм дл.; ость 9—10 см дл., дважды коленчато-согнутая, в нижней части с волосками 0.2—0.3, в верхней — 0.5—0.8 мм дл.; пыльники 3.5—4 мм дл.

Тип: Южный Алтай, юго-восточные отроги хр. Азутау, горы Булгар-табаты, 600 м над ур. м., урочище Саргалым, каменистая кустарниково-злаковая степь, 16 VI 1988, Ю. Котухов (LE).

Паратипы (paratypi): Южный Алтай, хр. Курчумский, горы Долонкара, в окр. зим. Атымтай, юго-восточный щебнистый склон, 25 V 1990, Ю. Котухов; Южный Алтай, хр. Азутау, окр. зим. Шиганши, южный скалистый склон, окраина осыпи, 27 V 1990, Ю. Котухов.

Родство. Близок к *S. korshinskyi* Roshev. и *S. daghestanica* Grossh., но отличается от них листьями вегетативных побегов с более длинными язычками, кроме того, от *S. korshinskyi* еще листьями, с внутренней стороны покрытыми очень короткими волосками (а не шипиками), а от *S. daghestanica* — более мелкими (8.5—9, а не 10—12 мм дл.) нижними цветковыми чешуями.

Географическое распространение. Южный Алтай, хр. Азутау. Возможно, узколокальный эндемик.

Название вида дано в честь известного ученого-биолога Казахстана — Бориса Васильевича Щербакова.

Stipa zaissanica **Kotuch. sp. nov.** (sect. *Barbatae* Junge). — Planta perennis, caespitosa, 60—80 cm alt.; culmi prope basin vaginis griseis foliorum emortuorum vestiti, nodis e vaginis exsertis, sub nodis plus minusve breviter pilosi. Foliorum laminae complicatae, 0.5—0.6 mm in diam., extus ob aculeolos breves scabrae, intus dense, sed brevissime pilosae, secus nervos pilis longioribus; foliorum radicalium vaginae scabriusculae aculeolis brevissimis, margine ciliatae, caulinorum — laeves, margine paulo pubescentes; ligulae foliorum radicalium ad 6.5 mm gl. extus breviter pilosae, caulinorum — 3—5 mm lg. extus sparse et breviter pilosae vel glabrae. Panicula congesta, angusta, 30—50 cm lg., e vagina folii supremi exserta; glumae 20—25 mm lg., longe acutatae, subaequales, glabrae et laeves; lemmata 9—10 mm lg. (cum callo), striis pilosis longitudinalibus 5 bene separatis; coronula pilorum ad basin aristae bene evoluta; callus secundum latera dense pilosus, 1.5—2 mm lg., arista 9—11 cm lg., duplo geniculate curvata, in parte superiore arcuato-curvata pilis 2—2.5 mm lg. tecta, in parte inferiore contorta 1.5—1.7 cm lg. brevissime pilosa; antherae 3.5—4 mm lg.

Typus: Altai Australis, brachia australi-orientalia jugi Azutau, montes Bulgar-tabaty, 600 m s. m., declivitas lapidosa austro-orientalis, 16 VI 1988, J. Kotuchov (LE).

Affinitas. Speciei *S. orientalis* Trin. proxima, sed aristis longioribus (9—11 cm lg.), in parte superiore pilis brevioribus (2—2.5 mm lg.) tectis, in parte inferiore brevissime pilosis differt.

Area geographica. Altai Australis, jugum Azutau.

Species probabiliter hybridogena: *S. orientalis*×*S. hohenackeriana* Trin. et Rupr. s. l.

Многолетнее дерновинное растение 60—80 см выс.; стебли у основания одеты серыми влагалищами отмерших листьев, с выступающими из влагалищ узлами, под узлами более или менее коротковолосистые. Пластинки листьев, сложенные вдоль, 0.5—0.6 мм диам., снаружи шероховатые от коротких шипиков, внутри густо, но очень коротковолосистые, по жилкам с более длинными волосками; влагалища прикорневых листьев слабошероховатые от очень коротких шипиков, по краю реснитчатые, стеблевых гладкие, по краю слабо опушенные; язычки прикорневых листьев до 6.5 мм дл., снаружи коротковолосистые, стеблевых 3—5 мм дл., снаружи редко коротковолосистые или голые. Метелка сжатая, узкая, 30—50 см дл., выступающая из влагалища верхнего листа; колосковые чешуи 20—25 мм дл., длиннозаостренные, почти равные, голые и гладкие; нижние цветковые чешуи 9—10 мм дл. (вместе с каллусом), с 5 хорошо обособленными продольными полосками волосков; коронка волосков у основания ости хорошо развитая; каллус по бокам густоволосистый, 1.5—2 мм дл.; ость 9—11 см дл., дважды коленчато-согнутая, в верхней дуговидно изогнутой части с волосками 2—2.5 мм дл.; нижняя скрученная часть очень коротковолосистая, 1.5—1.7 см дл.; пыльники 3.5—4 мм дл.

Тип: Южный Алтай, юго-восточные отроги хр. Азутау, горы Булгар-табаты, 600 м над ур. м., юго-западный скалистый склон, 16 VI 1988, Ю. Котухов (LE).

Родство. Наиболее близок к *S. orientalis* Trin., но отличается более длинными (9—11 см дл.) остями, в верхней части с более короткими (2—2.5 мм дл.) волосками, а в нижней очень коротковолосистыми.

Географическое распространение. Южный Алтай, хр. Азутау.

Гибридогенный вид, по-видимому, возникший от скрещивания *S. orientalis*×*S. hohenackeriana* Trin et Rupr. s. l.

За просмотр гербарного материала и ценные замечания выражаю свою признательность Н. Н. Цвелеву.

Алтайский ботанический сад АН КазССР
Лениногорск

Получено 3 IX 1990

УДК 582.542.1(597)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

Нгуен То Куен

НОВЫЙ РОД И НОВЫЕ ВИДЫ БАМБУКОВ (*POACEAE, BAMBUSOIDEAE*) ИЗ ВЬЕТНАМА

NGUYEN TO QUYEN. A NEW GENUS AND THE NEW SPECIES OF BAMBOOS (*POACEAE, BAMBUSOIDEAE*) FROM VIETNAM

В качестве новых для науки из Вьетнама описываются род *Vietnamocalamus* с 1 видом и 7 видов из других родов. Для 4 видов приводятся новые комбинации.

Vietnamocalamus catbaensis **Nguyen gen. et sp. nov.** — Plantae perennes. Culmi. 1.5—2.5 m alt. et 0.5—1 cm in diam., lignosi, erecti, cylindrici, ramis in nodis solitariis; rhizomata monopodialia. Folia vulgo in apicibus ramorum rosulas formantia; vaginae sublignosae, brunneo-aurantiacae, glabrae, sed marginibus dense ciliatae, apice auriculatae, auriculis marginibus sat longe setosis; ligulae coriaceae, glabrae, ca. 0.5 mm lg., apice truncatae; laminae rigidae, anguste lanceolatae, 20—26 cm lg. et 3—4.5 cm lt., sessiles, basi sat latae, nervis 18—22, primariis valde evolutis, in inflorescentia generali 10—15 cm lg. et 1.4—1.6 cm lt. Inflorescentiae generales effuse paniculatae, foliosae, 30—50 cm lg., in apicibus ramorum positae. Spiculae glabrae, in nodis ramorum inflorescentiae solitariae, ca. 1.5 cm lg., vulgo 3 (4) florae; rachilla glabra, sub floribus articulata; glumae 3, membranaceae, lanceolatae, 3—4 mm lg.; lemmata lanceolata, ca. 5 mm lg., in parte superiore nervis 7 conspicuis; callus glaber; paleae tenuiores, bicarinatae, marginibus valde involutis; lodiculae 3 membranaceae, glabrae; stamina 3, antheris ca. 3 mm. lg.; germen glabrum, stigmatis 2, pinnatis, sine stylo.

Typus generis: *V. catbaensis* Nguyen sp. nov.

Genus monotypicum.

Typus speciei: Vietnam, insula Catba in sinu Tonkinensi, in montibus calcareis, 25 V 1983, Vu Van Dung (HNF).

Affinitas. A genere proximo *Indocalamo* Nakai foliis in apicibus ramorum rosulatis vel subrosulatis, laminis sessilibus et spiculis in nodis paniculae ramorum solitariis differt.

Distributio. Insulae in sinu Tonkinensi.

Многолетние растения. Стебли 1.5—2.5 м выс. и 0.5—1 см в диам., одревесневающие, прямостоячие, цилиндрические, с ветвями одиночными в узлах; корневища моноподиальные. Листья обычно образуют розетки на верхушках ветвей; влагалища почти одревесневающие, коричнево-оранжевые, голые, но по краям густо реснитчатые, на верхушке с длиннощетинистыми по краям ушками; язычки кожистые, голые, около 0.5 мм дл., на верхушке обрубленные; пластинки листьев жесткие, узколанцетные, 20—26 см дл. и 3—4.5 см шир., сидячие, у основания довольно широкие, с 18—22 жилками, из которых главные сильно развитые; пластинки листьев в общем соцветии 10—15 см дл. и 1.4—1.6 см шир. Общие соцветия раскидисто метельчатые, облиственные, 30—50 см. дл., расположенные на верхушках ветвей. Колоски голые, расположенные по одному в узлах ветвей общего соцветия, около 1.5 см дл., обычно с 3 (4) цветками; ось колоска голая, с сочленениями под цветками; колосковых чешуй 3, перепончатых, ланцетных, 3—4 мм дл.; нижние цветковые чешуи ланцетные, около 5 мм дл., в верхней части с 7 заметными жилками; каллус голый; верхние цветковые чешуи более тонкие, с 2 килями, с сильно завернутыми краями; лодикулы 3, перепончатые, голые; тычинок 3, с пыльниками около 3 мм дл.; завязь голая, с 2 перистыми рыльцами без столбика.

Тип рода: *V. catbaensis* Nguyen sp. nov.

Монотипный род.

Тип вида: Вьетнам, о-в Катба в Тонкинском заливе, на известняковых горах, 25 V 1983, Ву Ван Зунг (HNF).

Родство. От наиболее близкого рода *Indocalamus* Nakai отличается листьями, собранными на верхушках ветвей розетками или почти розетками, с сидячими пластинками и колосками, расположенными в узлах метелки по одному.

Распространение. Острова в Тонкинском заливе.

***Pleioblastus cucphuongensis* Nguyen sp. nov.** — Planta perennis, 1—1.5 m alt., polycarpica. Culmi lignosi, ramosi, ramis in nodis vulgo 4 inaequalibus. Vaginae foliorum squamiformium lanceolatae, 4—5 cm lt. et 10—11 cm lg., margine ciliatae, apice auriculatae et longe setosae; ligulae ca. 1 mm lg., truncatae; laminae anguste lanceolatae ca. 4 cm lg. et 5 mm lt. Laminae foliorum omnino evolutorum lanceolatae, 14—16 cm lg. et 2.5—3.5 cm lt. versus apicem angustatae et longe acuminatae, basi asymmetricae; petioli ca. 2 mm lg. Inflorescentiae communes racemosae, paucispiculatae, compactae vel paulo diffusae, 6—10 cm lg., ad basin ramorum foliosorum positae. Spiculae 5—8 cm lg., 7—9 florae; rachilla glabra, sub floribus omnibus articulata; glumae in numeo 2—3, lanceolatae, 5—7 mm lg.; lemmata lanceolata, 7—10 mm lg., coriacea, 13—15 nervia, apice acuta; paleae lanceolatae, lemmatis subaequales, bicarinatae, secus carinam pilosae; lodiculae 3, membranaceae; stamina 3; stigmata 3.

Typus: Vietnam, prov. Ha Nam Ninh, Ninh binh, silva Cuc phuong, in calcareis praemontanis, 25 IV 1974, Vu Van Dung (HNF).

Affinitas. A specie proxima *P. oleoso* Wen spiculis 7—9 floris et lemmatis lanceolatis, 7—10 mm lg., 13—15 nerviis, apice secus margines breviter pilosis differt.

Многолетнее поликарпическое растение 1—1.5 м выс. Стебли одревесневающие, ветвистые, обычно с 4 неравными ветвями в узлах. Влагалища чешуевидных листьев ланцетные, 4—5 см шир. и 10—11 см дл., по краю реснитчатые, на верхушке с ушками и длинными щетинками; язычки около 1 мм дл., обрубленные; пластинки узколанцетные, около 4 см дл. и 5 мм шир. Пластинки полностью развитых листьев ланцетные, 14—16 см дл. и 2.5—3.5 см шир., к верхушке суженные и длиннозаостренные, у основания асимметричные; черешки около 2 мм дл. Общие соцветия кистевидные, немногоколосковые, сжатые или немного раскидистые, 6—10 см дл., расположенные у основания облиственных веточек. Колоски 5—8 см дл., с 7—9 цветками; ось колоска голая, под всеми цветками с сочленением; колосковые чешуи в числе 2—3, ланцетные, 5—7 мм дл.; нижние цветковые чешуи ланцетные, 7—10 мм дл., кожистые, с 13—15 жилками, на верхушке острые; верхние цветковые чешуи ланцетные, почти равные нижним, с 2 килями, по килям волосистые; лодикулы 3, перепончатые; тычинок 3; рыльца 3.

Тип: Вьетнам, пров. Ха Нам Нинь, Нинь бинь, лес Кук фыонг, на предгорных известняковых обнажениях, 25 IV 1974, Ву Ван Зунг (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *P. oleosus* Wen отличается 7—9 цветковыми колосками и ланцетными нижними цветковыми чешуями 7—10 мм дл., с 13—15 жилками, на верхушке вдоль краев коротковолосистыми.

Fargesia fansipanensis **Nguyen sp. nov.** — Planta perennis, lignosa, rhizomatis sympodialibus. Culmi erecti, cylindrici, glabri, ca. 1 malt. et 7—10 mm in diam.; internodia 14—16 cm lg.; rami in nodis 7—10, subaequales, tenues, erecti, 20—30 cm lg. et ca. 1 mm in diam. Vaginae foliorum squamiformium coriaceae, glabrae, elongato-triangulatae, internodiis subaequilongae, margine pilosae, apice angustatae, sine auriculis; ligulae ca. 1 mm lg., truncatae, coriaceae, glabrae; laminae rudimentales anguste lanceolatae, erectae, vaginis ca 10 plo breviores, non facile deciduae. Folia omnino evoluta in ramis 9—15; vaginae margine pilosae, ca. 25 mm lg., apice sine auriculis; ligulae ca. 1 mm lg., trincatae, glabrae; laminae anguste lanceolatae, 7—10 cm lg. et 6—8 mm lt., glabrae, reticulate nervosae, basi in petiolum angustatae, apice sensim et setiformiter angustate. Flores ignoti.

Typus: Vietnam, prov. Hoang Lien Son, Shapa, mons Fansipan, ca. 2200 m s. m., silva montana, 25 VI 1978, Vu Van Dung (HNF).

Affinitas. A specie proxima *F. mali* Yi foliis in numero 9—15 in apicibus ramorum positis et foliorum apicibus setiformibus differt.

Многолетнее одревесневающее растение с симподальными корневищами. Стебли прямостоячие, цилиндрические, голые, около 1 м выс. и 7—10 мм в диам.; междоузлия 14—16 см дл.; ветви в числе 7—10 в узлах, почти равные, тонкие, прямостоячие, 20—30 см дл. и около 1 мм в диам. Влагалища чешуевидных листьев кожистые, голые, продолговато-треугольные, почти равные по длине междоузлиям, по краю волосистые, на верхушке суженные, без ушек; язычки около 1 мм дл., обрубленные, кожистые, голые; рудиментарные пластинки узколанцетные, прямостоячие, равные около 1/10 длины влагалищ, нелегко опадающие. Вполне развитые листья в числе 9—15 на ветвях; влагалища по краям волосистые, около 25 мм дл., на верхушке без ушек; язычки около 1 мм дл., обрубленные, голые; пластинки узколанцетные, 7—10 см дл. и 6—8 мм шир., голые, с сетчатым жилкованием, у основания суженные в черешок, на верхушке постепенно и щетиновидно суженные. Цветки неизвестны.

Тип: Вьетнам, пров. Хоанг Льен Шон, Шапа, гора Фансипан, около 2200 м над ур. м., горный лес, 25 VI 1978, Ву Ван Зунг (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *F. mali* Yi отличается листьями, расположенными в числе 9—15 на верхушках ветвей, и щетиновидными верхушками листьев.

Bashania fansipanensis **Nguyen sp. nov.** — Planta perennis, lignosa, rhizomatibus amphipodialibus. Culmi erecti, 30—50 cm alt. et 5—8 mm in diam.; internodia 2—4 cm lg., cylindrica; rami in nodis 3—4, ramosissimi, ramulis tenuibus 3—7 cm lg, et ca. 1 mm in diam. Vaginae foliorum squamiformium coriaceae, late lanceolatae, glabrae, nitidae. Vaginae foliorum omnino evolutorum conspicue striatae, breviter pilosae, apice sine auriculis; ligulae 1.5—2 mm lg., tenues, apice rotundatae, glabrae; laminae anguste lanceolatae, 1.5—5 cm lg. et 4—8 mm lt., pilosae, reticulate nervosae, nervo medio solum bene conspicuo, basi in petiolum angustatae, apice setiformiter angustatae; petioli ca. 1.5 mm lg. Flores ignoti.

Typus: Vietnam, prov. Hoang Lien Son, Shapa, mons Fansipan, 2600 m s. m., silva montana, 6 XI 1963, Thai Van Trung (HNF).

Affinitas. A specie proxima *B. spanostachya* Yi foliorum laminis pilosis, apice setiformiter angustatis et nervo medio solum conspicuo differt.

Многолетнее одревесневающее растение с амфиподиальными корневищами. Стебли прямостоячие, 30—50 см выс. и 5—8 мм в диам.; междоузлия 2—4 см дл., цилиндрические; ветви в числе 3—4 в узлах, сильно разветвленные, с тонкими веточками 3—7 см дл. и около 1 мм в диам. Влагалища чешуевидных листьев кожистые, широколанцетные, голые, блестящие. Влагалища вполне развитых листьев заметно полосатые, коротковолосистые, на верхушке без ушек; язычки 1.5—2 мм дл., тонкие, на верхушке закругленные, голые; пластинки узколанцетные, 1.5—5 см дл. и 4—8 мм шир., волосистые, с сетчатым жилкованием, только со средней жилкой хорошо заметной, у основания суженные в черешок, на верхушке щетиновидно суженные; черешки около 1.5 мм дл. Цветки неизвестны.

Тип: Вьетнам, пров. Хоанг Льен Шон, Шапа, гора Фансипан, 2600 м над ур. м., горный лес, 6 XI 1963, Тхай Ван Трунг (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *B. spanostachya* Yi отличается пластинками листьев волосистыми, на верхушке щетиновидно суженными и только средней жилкой хорошо заметной.

Neomicrocalamus dongvanensis **Nguyen sp. nov.** — Planta perennis, rhizomatibus sympodialibus. Culmi 1—2 m alt. et 6—8 mm in diam., lignosi, cylindrici, erecti, sed paulo angulato-flexuosi, internodiis 10—25 cm lg., in nodis vulgo ramo uno sat longo vel etiam ramis multis parvis (10—20 cm lg. et ca. 1 mm in diam.) folia 4—9 gerentibus. Vaginae foliorum squamiformium anguste lanceolatae, glabrae, apice angustatae et acutatae, sine auriculis et ligula. Laminae foliorum evolutorum anguste lanceolatae, 6—9 cm lg. et 8—13 mm lt., glabrae, basi rotundatae, apice longe acutatae, nervatione dictyodroma, nervis lateralibus 3—4 jugis obsoletis; ligulae ca. 1 mm lg., apice rotundatae, glabrae; petioli ca. 1 mm lg. Flores ignoti.

Typus: Vietnam, prov. Ha Tyen, Ha giang, Dong van, silva ad rivulum, 24 X 1972, Vu Van Can (HNF).

Affinitas. A specie proxima *N. microphyllo* Hsueh et Yi nervis lateralibus laminarum foliorum 3—4 jugis, ligulis rotundatis differt. A specie alia — *N. pranii* (Gamble) Keng fil. nervatione foliorum dictyodroma differt.

Многолетнее растение с симподиальными корневищами. Стебли 1—2 м выс. и 6—8 мм в диам., одревесневающие, цилиндрические, прямостоячие, но немного зигзаговидно изогнутые, с междоузлиями 10—25 см дл., в узлах обычно с одной довольно длинной ветвью или еще с многочисленными мелкими (10—20 см дл. и около 1 мм в диам.) веточками, несущими 4—9 листьев. Влагалища чешуевидных листьев узколанцетные, голые, на верхушке суженные и заостренные, без ушек и язычка. Пластинки развитых листьев узколанцетные, 6—9 см дл. и 8—13 мм шир., голые, у основания закругленные, на верхушке длиннозаостренные, с сетчатым жилкованием и 3—4 парами слабозаметных боковых жилок; язычки около 1 мм дл., на верхушке закругленные, голые; черешки около 1 мм дл. Цветки неизвестны.

Тип: Вьетнам, пров. Ха Туен, Ха Занг, Донг ван, лес у ручья, 24 X 1972, Ву Ван Кан (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *N. microphyllus* Hsueh et Yi отличается боковыми жилками листовых пластинок в числе 3—4 пар и закругленными язычками. От другого вида *N. pranii* (Gamble) Keng fil. отличается сетчатым жилкованием листьев.

Indosasa sondongensis **Nguyen sp. nov.** — Planta perennis, rhizomatibus monopodialibus. Culmi lignosi, ca. 4 m alt. et 3 cm in diam., internodiis 30—40 cm lg., in nodis vulgo ramos 3 inaequales gerentes. Vaginae squamiformium lanceolatae, subcoriaceae, margine pilosae, apice setas 5—7 ca. 5—7 mm lg. gerentes. Laminae foliorum evolutorum 16—19 cm lg. et 2—3 cm lt., basi vulgo asymmetricae, nervatione dictyodroma, nervis lateralibus 5—7 jugis; ligulae coriaceae, ca. 1 mm lg., truncatae, glabrae; petioli 4—5 mm lg. Inflorescentia generalis foliosa, ramis in nodis vulgo unispiculatis; spicula cylindrica, ca. 10 cm lg. et 5—6 mm lt., 14—18 flora; glumae 4, late lanceolatae, 5—7 mm lg., coriaceae, glabrae; lemmata ca. 10 mm lg., late lanceolata, apice mucrone ca. 1 mm lg., glabra, 21—23 nervia; paleae anguste lanceolatae, ca. 7 mm lg., membranaceae, paulo bicarinatae, nervis obsoletis, marginibus pilosis; lodiculae 3 membranaceae, ca. 4 mm lg. et 3 mm lt., apice longe acutatae; stamina 6; germen stylo stigmata 3 gerente.

Typus: Vietnam, prov. Ha bac, Son-dong, silva montana, 29 IX 1966, Nguen van Quang (HNF).

Affinitas. A specie proxima *I. crassiflora* McClure laminis foliorum basi asymmetricis et paleis marginibus pilosis lemmatis brevioribus differt.

Многолетнее растение с моноподиальными корневищами. Стебли одревеснеающие, около 4 м выс. и 3 см в диам., с междоузлиями 30—40 см дл., в узлах обычно с 3 неравными ветвями. Влагалища чешуевидных листьев ланцетные, почти кожистые, по краю волосистые, на верхушке несущие 5—7 щетинок около 5—7 мм дл. Пластинки вполне развитых листьев 16—19 см дл. и 2—3 см шир., у основания обычно асимметричные, с сетчатым жилкованием и с 5—7 парами боковых жилок; язычки кожистые, около 1 мм дл., обрубленные, голые; черешки 4—5 мм дл. Общее соцветие облиственное; ветви их в узлах обычно с одним колоском; колосок цилиндрический, около 10 см дл. и 5—6 мм шир., с 14—18 цветками; колосковые чешуи 4, широколанцетные, 5—7 мм дл., кожистые, голые; нижние цветковые чешуи около 10 мм дл., широколанцетные, на верхушке с острием около 1 мм дл., голые, с 21—23 жилками; верхние цветковые чешуи узколанцетные, около 7 мм дл., перепончатые, с 2 слабыми килями и неясными жилками, по краям волосистые; лодикулы 3, перепончатые, около 4 мм дл. и 3 мм шир., на верхушке длинно заостренные; тычинок 6; завязь со столбиком, несущим 3 рыльца.

Тип: Вьетнам, пров. Ха бак, Шон-донг, горный лес, 29 IX 1966, Нгуен ван Куанг (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *I. crassiflora* Mc Clure отличается асимметричным основанием листовых пластинок и верхними цветковыми чешуями по краям волосистыми и более короткими, чем нижние цветковые чешуи.

Indosasa bacquangensis **Nguyen sp. nov.** — Planta perennis rhizomatibus monopodialibus. Culmi lignosi, 8—12 m alt. et 3—5 cm in diam., internodiis 20—30 cm lg., in nodis ramos 3 inaequales gerentes. Vaginae foliorum squamiformium sibcoriaceae, glabrae, sed margine ciliatae, apice auriculas longe setosas gerentes. Laminae foliorum evolutiorum 20—25 cm lg. et 4—5 cm lt., glabrae, nervis lateralibus 7—9 jugis, nervatione dictyodroma; ligulae ca. 1 mm lg., coriaceae, truncatae, glabrae; petioli 0.5—0.7 mm lg. Inflorescentia generalis foliosa, foliis in ramis 3—4; spiculae in nodis ramorum 1—2, cylindricae, 18—22 cm lg. et 6—10 mm lt., 14—20 florae, basi folia bracteiformia in numero ca. 6 gerentes; glumae 2—3, lanceolatae, ca 7 mm lg.; lemmata late lanceolata, 17—22 mm lg. et 10—14 mm lt., coriacea, glabra, 19—23 nervia; paleae anguste lanceolatae, 15—20 mm lg. et 4—6 mm lt., chartaceae, glabrae, bicarinatae, inter carinas 8—10 nerviae; internodia rachillae ca. 12 mm lg., glabra; lodiculae 3, membranaceae; stamina 6; germen glabrum, stylo stigmata 3 gerente. Caryopsis ca. 10 mm lg.

Typus: Vietnam, prov. Ha Tuyen, Bac quang, silva montana, 20 III 1982, Vu Van Dung (HNF).

Affinitas. A specie proxima *I. longispicata* Hsiung et Chiao lemmatis 17—22 mm lg., 19—23 nerviis et paleis 15—20 mm lg., inter carinas 8—10 nerviis differt.

Многолетнее растение с моноподиальными корневищами. Стебли одревесневающие, 8—12 м выс. и 3—5 см в диам., с междоузлиями 20—30 см дл., несущие в узлах по 3 неравных ветви. Влагалища чешуевидных листьев почти кожистые, голые, но по краю реснитчатые, на верхушке с длиннощетинистыми ушками. Пластинки вполне развитых листьев 20—25 см дл. и 4—5 см шир., голые, с 7—9 парами боковых жилок, с сетчатым жилкованием; язычки около 1 мм дл., кожистые, обрубленные, голые; черешки 0.5—0.7 мм дл. Общее соцветие облиственное, с 3—4 листьями на ветвях; колоски в узлах ветвей по 1—2, цилиндрические, 18—22 см дл. и 6—10 мм шир., с 14—20 цветками, несущие у основания около 6 чешуевидных листьев; колосковых чешуй 2—3, ланцетных, около 7 мм дл.; нижние цветковые чешуи широколанцетные, 17—22 мм дл. и 10—14 мм шир., кожистые, голые, с 19—23 жилками; верхние цветковые чешуи узколанцетные, 15—20 мм дл. и 4—6 мм шир., бумажистые, голые, двукилеватые, между килями с 8—10 жилками; междоузлия оси колоска около 12 мм дл., голые; лодикулы 3, перепончатые; тычинок 6; завязь голая, со столбиком, несущим 3 рыльца. Зерновка около 10 мм дл.

Тип: Вьетнам, пров. Ха Туен, Бак Куанг, горный лес, 20 III 1982, Ву Ван Зунг (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *I. longispicata* Hsiung et Chiao отличается нижними цветковыми чешуями 17—22 мм дл. с 19—23 жилками и верхними цветковыми чешуями 15—20 мм дл. между килями с 8—10 жилками.

Sinobambusa baccanensis **Nguyen sp. nov.** — Planta perennis, rhizomatibus monopodialibus. Culmi 5—6 m alt., erecti, in nodis vulgo ramulos 3, interdum plures gerentes. Folia vulgo in ramulis 5; laminae anguste cuneatae, 18—20 cm lg. et 2.5—2.8 cm lt., nervatione indistincte dictyodroma, nervis lateralibus 5—6 jugis, glabrae; ligulae 0.5—0.8 mm lg., truncatae, glabrae; petioli 3—5 mm lg., glabri; vaginae glabrae, sed margine pilosae, apice longisetosae, sine auriculis. Inflorescentia generalis foliosa (foliis 7—10 cm lg. et 7—10 mm lt.); pseudospiculae in ramulorum nodis in numero (1) 3—5, compresse cylindricae, 6—8 cm lg., basi foliis subsquamiformibus et squamiformibus 5—6 cinctae, vulgo 7—12 florae; gluma vulgo una, lanceolata, glabra, ca. 11 mm lg.; lemmata glabra, lanceolata, 13—14 mm lg., apice mucronata, nervis 15—17; paleae anguste lanceolatae, 8—9 mm lg., paulo bicarinatae, nervis indistinctis, secundum carinas pilosae; lodiculae 3, membranaceae, nervosae, pilosae; stamina 3; germen stigmata 3 gerens.

Typus: Vietnam, prov. Bac thai (Bac can), silva montana, 20 III 1973, Vu Van Can (HNF).

Affinitas. A specie proxima *S. incana* Wen laminis basi angustatis, ligulis truncatis et lemmatis 15—17 nerviis differt.

Многолетнее растение с моноподиальными корневищами. Стебли 5—6 м выс., прямостоячие, в узлах обычно с 3, реже большим числом веточек. Листья обычно в числе 5 на веточках; пластинки узкоклиновидные, 18—20 см дл. и 2.5—2.8 см шир., с неясносетчатым жилкованием, с 5—6 парами боковых жилок, голые; язычки 0.5—0.8 мм дл., обрубленные, голые; черешки 3—5 мм дл., голые; влагалища голые, но по краю волосистые, на верхушке с длинными щетинками, без ушек. Общее соцветие облиственное (с листьями 7—10 см дл. и 7—10 мм шир.); ложные колоски в узлах веточек в числе (1) 3—5, сплюснуто-цилиндрические, 6—8 см дл., у основания окруженные 5—6 почти чешуевидными или чешуевидными листьями, обычно с 7—12 цветками; колосковая чешуя обычно одна, ланцетная, голая, около 11 мм дл.; нижние цветковые чешуи голые, ланцетные, 13—14 мм дл., на верхушке с коротким острием, с 15—17 жилками; верхние цветковые чешуи узколанцетные, 8—9 мм дл., немного двукилеватые, с неясными жилками, по килям волосистые; лодикулы 3, перепончатые, с жилками, волосистые; тычинки 3; завязь с 3 рыльцами.

Тип: Вьетнам, пров. Бак тхай (Бак кан), горный лес, 20 III 1973, Ву Ван Кан (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *S. incana* Wen отличается пластинками листьев у основания суженными, обрубленными язычками и нижними цветковыми чешуями с 15—17 жилками.

Sinobambusa solearis **(McClure) Nguyen comb. nov.** — *Indosasa solearis* McClure, 1942, Journ. Arn. Arbor. 23, 1 : 94.

Sinobambusa sat **(Balansa) Nguyen comb. nov.** — *Arundinaria sat* Balansa, 1890, in Morot, Journ. Bot. 1890 : 27; E. G. et A. Camus, 1923, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 594. — *Indosasa sat* (Balansa) Nguyen, 1990, Бот. журн. 75, 2 : 225.

***Pseudosasa humilis* (Mitf.) Nguyen comb. nov.** — *Arundinaria humilis* Mitf. 1896, Bamb. Gard. : 103. — *Sasa humilis* (Mitf.) E. G. Camus, 1913, Bambus. Monogr. : 22, Pham, 1972, Fl. Ill. S. Vietnam: 869.

***Chimonobambusa angulata* (Munro) Nguyen comb. nov.** — *Bambusa angulata* Munro, 1866, Monogr. Bamb. : 94.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 13 VI 1990

УДК 582.594.2(597)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

Л. В. Аверьянов

СИСТЕМА ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА. ПОДСЕМЕЙСТВО *VANDOIDEAE*

L. V. AVERYANOV. THE SYSTEM OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) OF THE VIETNAMESE FLORA. THE SUBFAMILY *VANDOIDEAE*

Заключительная публикация системы орхидных Вьетнама (Аверьянов, 1990а, б, 1991) посвящается на этот раз наиболее высоко специализированному и эволюционно продвинутому подсемейству *Vandoideae* Endl. Приводятся ключи для определения родов и надродовых таксонов, их диагнозы, сведения о распространении, объеме и хромосомных числах.

Subfam. *Vandoidea* Endl. 1837, Gen. Pl. : 196.

Typus: *Vanda* W. Jones ex R. Br.

Эпифитные, реже наскальные и лиановидные, очень редко наземные или сапрофитные травы. Стебель симподиально или моноподиально нарастающий, иногда очень короткий, травянистый, реже одревесневающий ветвящийся, кустарниковидный, большей частью неутолщенный или образует псевдобульбы (туберидии) из нескольких укороченных междоузлий; очень редко у сапрофитных видов образуется подземный, сочный, коралловидный клубень (*Corallorhiza* Chatel.). Корни многочисленные, расставленные на побеге или собраны в его основании, большей частью мясистые, плотно прилегающие к субстрату, покрыты толстым веламеном, иногда плоские, зеленые, очень редко полностью редуцированы. Листья дупликатные, кондупликатные, редко конволютные и пликатные, двурядно, редко спирально расположенные, в основании с сочленением, кожистые или мясистые, толстые или даже цилиндрические, изредка полностью редуцированы, когда фотосинтетическую функцию принимают на себя многочисленные уплощенные корни (*Taeniophyllum* Blume, *Chiloschista* Lindl.). Соцветие боковое, обычно рыхлая, простая или ветвящаяся, прямостоячая или поникающая кисть, реже цветонос одноцветковый. Цветки очень разнообразной окраски, по величине от маленьких до крупных, большей частью спирально двурядно расположенные или в однобокой кисти, резко зигоморфные, обычно ресупинатные. Листочки околоцветника могут различным образом срастаться между собой, но чаще они свободные. Губа очень разнообразной формы и строения, обычно несет на своей поверхности различные выросты, в основании часто продолжена в сложно устроенный шпорец, имеющий внутри специфические утолщения и перегородки, большей частью плотно прирастает к основанию колонки или подвижно, эластично сочленяется с верхушкой выроста основания колонки, который иногда бывает очень длинным. Пыльник изначально наклоненный, в виде легко снимающейся крышечки, крышечка, так называемый оперкулюм, свободно лежит на верхушке колонки, скрывая поллинии, и обычно имеет клювовидно оттянутый носик. Поллинии с гладкой или скульптурированной поверхностью (Williams, Broome, 1976; Zavada, 1983), обычно в числе 4, округлые или чечевицеобразные, сплюснутые, или 2 сферические, с одного боку более или менее глубоко надрезанные, всегда твердые, восковидные, с общей каудикулой, тегулой и прилипальцем, реже без каудикулы или тегулы, или только с одним прилипальцем. Клювик иногда сильно клювовидно оттянут, выемчатый, несет на своей поверхности нередко очень сложно устроенную тегулу. Колонка укороченная или вытянутая, иногда образует длинный вырост основания, в апикальной части иногда со стилидиями, лежащими по бокам пыльника; рыльце цельное, выемчатое, погруженное. Завязь одногнездная с париетальной плацентацией. Плод сухая коробочка, раскрывающаяся продольными створками. Семена мелкие, многочисленные, веретеновидные, с пленчатой семенной кожурой. Хромосомы преимущественно мелкие в числе 10, 14, 24—32, 36—56, 60, 64, 68.

Тропические и субтропические области материков обоих полушарий, умеренные области материков Северного полушария.

315 : 5000 [57 : 191].[1]

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТРИБ ПОДСЕМЕЙСТВА *VANDOIDEAE* ENDL. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Растения с симподиальным типом нарастания побегов . . . . 2.
— Растения с моноподиальным типом нарастания побегов . . . . Trib. 3. *Vandeae* Lindl.
2. Поллинии в числе 2 . . . . Trib. 2. *Cymbidieae* Pfitz.
— Поллинии в числе 4 . . . . Trib. 1. *Polystachyeae* Pfitz.

Trib. 1. *Polystachyeae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 100 (sub «*Polystachyinae*»). — Subtrib. *Polystachyinae* Schlechter, 1914, Orch. : 292.

Typus: *Polystachya* Hook.

Эпифитные, наскальные, редко наземные травы, стебель тонкий или образующий псевдобульбы из нескольких, редко одного междоузлия. Листья дупликатные, пликатные или кондупликатные, двурядно расположенные, в основании с сочленением. Соцветие терминальное или боковое, простая или ветвящаяся рыхлая кисть. Цветки спирально расположенные, по величине от маленьких до средних, ресупинатные или нересупинатные. Колонка с отчетливым выростом основания; рыльце цельное. Пыльник терминальный в виде крышечки. Поллинии в числе 4, налегающие друг на друга, с маленькой, но отчетливой тегулой и прилипальцем. 2n=40, 80, 120.

Тропические области всех материков, но преимущественно Африка. 4 : 220 [1 : 1].

Монотипная триба. Во флоре Вьетнама только один род.

1. *Polystachya* Hook. 1824, Exot. Fl. 2, tab. 103, nom. conserv.

Typus: *Polystachya luteola* (Sw.) Hook.=*Polystachya minuta* (Aubl.) Cordem.; *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay et Sweet.

Тропические области всех материков. 200 [1].

Trib. 2. *Cymbidieae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch. : 105 (sub «*Cymbidiinae*»).

Typus: *Cymbidium* Sw.

Триба объединяет очень разнообразных представителей подсемейства *Vandoideae* Endl., имеющих 2 поллиния и симподиальный характер роста, хотя у отдельных родов наблюдается тенденция к образованию тонкого моноподиально нарастающего побега. На примере ряда эволюционных рядов здесь прослеживается переход от наземного к эпифитному, а иногда и к сапрофитному образу жизни. Листья из пликатных постепенно становятся кондупликатными. Как и в других параллельных линиях эволюции орхидных, тут происходит последовательная олигомеризация побега с уменьшением числа междоузлий, образующих псевдобульбу, от многих до одной, а так же усложнение цветка, особенно губы, появление шпорца в основании и разнообразных выростов на ее поверхности, срастание боковых листочков наружного круга околоцветника в синсепалюм. Уникальной особенностью является появление у отдельных высоко специализированных родов резко диморфных однополых цветков и даже двудомности (*Catasetum* Rich. ex Kunth). Прослеживается переход от энтомофилии к опылению цветков птицами (*Fernandezia* Ruiz et Pavon, *Rodriguezia* Ruiz et Pavon, *Comparetta* Poeppig et Endl.), формирование эластичной сложно устроенной тегулы. 2n=10, 14, 24—32, 36—44, 48, 50, 54, 56, 60, 68.

---

[1] Числами, разделенными двоеточием, здесь и далее указано число родов и видов, включаемых в данный таксон; в квадратных скобках приведены те же сведения для флоры Вьетнама.

Тропические и субтропические области всех материков.

110 : 1750 [12 : 42].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДТРИБ ТРИБЫ *CYMBIDIEAE* PFITZ. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Псевдобульбы состоят из многих или нескольких междоузлий; листья большей частью пликатные . . . . 2.

— Псевдобульбы состоят из одного междоузлия; листья пликатные или кондупликатные . . . . Subtrib. 2. *Thecostelinae* Schlechter.

2. Поллинии уплощенные, продольно с боков сжатые . . . . Subtrib. 3. *Acriopsidinae* Dressler.

— Поллинии массивные, с боков не сжатые, иногда немного дорсивентрально уплощенные . . . . Subtrib. 1. *Cymbidiinae* Benth.

Subrib. 1. *Cymbidiinae* Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 18 : 287 (sub «*Cymbidieae*»). — Subtrib. *Eulophiinae* Benth. 1881, l. c.: 287 (sub «*Eulophieae*»). — Subtrib. *Cyrtopodiinae* Benth. 1881, l. c.: 288 (sub «Cyrtopodieae»). — Trib. *Collabieae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 100 (sub «*Collabiinae*»). — Trib. Cyrtopodieae Pfitz. 1887, l. c.: 102 (sub «Cyrtopodiinae»). — Subtrib. *Collabiinae* Schlechter, 1914, Orch.: 128. — Trib. *Eulophieae* Holttum, 1953, Fl. Mal. 1 : 529 (sub «*Eulophia* tribe»), nom. invalid. — Trib. *Bromheadieae* Holttum, 1953, l. c.: 535 (sub «*Bromheadia* tribe»), nom. invalid. — Trib. *Galeandreae* Dunsterville et Garay, 1961, Venez. Orch. 2 : 29, nom. nud.

Lectotypus: *Cymbidium* Sw.

Эпифитные, наскальные или наземные, изредка сапрофитные травы. Стебель большей частью укороченный, образует иногда очень крупные псевдобульбы из многих или нескольких, очень редко из одного междоузлия, редко стебель тонкий, тростниковидный, не образующий псевдобульб. Листья конволютные или дупликатные, пликатные или кондупликатные, спирально или двурядно расположенные, в основании с сочленением, часто равномерно расставленные на псевдобульбе. Соцветие боковое, изредка терминальное, простая или ветвящаяся кисть. Цветки по величине от мелких до крупных, спирально расположенные, ресупинатные. Листочки околоцветника большей частью свободные; губа в основании иногда продолжена в цилиндрический или мешковидный шпорец. Колонка нередко по бокам крылатая, с выраженным выростом основания и цельным рыльцем. Пыльник терминальный, в виде крышечки. Поллинии в числе 2, цельные, с рубчиком на спинке, с прилипальцем, а часто и с тегулой. 2n=32, 36—42, 54, 56.

Тропические области всех материков, субтропические районы Азии; преимущественно в Старом Свете.

24 : 425 [9 : 38].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Стебель по всей длине неутолщенный, псевдобульбы или подземные клубни отсутствуют . . . . 1. *Bromheadia* Lindl.

— Стебель утолщенный, часто укороченный в виде наземной псевдобульбы, или имеет в основании сочный подземный клубень, состоящий из нескольких междоузлий . . . . 2.

2. Поллинии свободные или снабжены тегулой; тегула если есть, ланцетная или язычковидная с округлой или заостренной верхушкой . . . . 3.

— Поллинии всегда связаны с тегулой; тегула на верхушке вильчатая или U-образная . . . . 8.

3. Поллинии цельные, широко конические с плоским основанием, в числе 2; тегула и прилипальце отсутствуют . . . . 4.

— Поллинии в числе 2, каждый из которых составлен из двух половинок, которые едва соединяются, наполовину или почти полностью между собой сливаются; прилипальца всегда, а обычно и тегула, имеются . . . . . . 6.

4. Колонка спереди, в своей верхней части, несет два неясно треугольных киля . . . . 5.

— Колонка спереди килей не несет . . . . 4. *Diglyphosa* Blume.

5. Короткое мясистое продолжение основания колонки заключает в себе мешковидный нектарник, открывающийся у места сочленения с губой; боковые листочки наружного круга околоцветника свободные . . . . 3. *Chrysoglossum* Blume.

— Вытянутое тонкое основание колонки, срастаясь с основанием губы и основаниями листочков наружного круга околоцветника, образует тонкий шпорцеобразный ментум . . . . 2. *Collabium* Blume.

6(3). Поллинарий с короткой язычковидной тегулой и крупным прилипальцем; двунадрезанные поллинии в числе 2; подземные клубни, реже наземные псевдобульбы, составлены немногими междоузлиями; основание колонки обычно более или менее вытянуто . . . . 7.

— Поллинарий без тегулы, лишь с одним крупным, широким прилипальцем; поллинии двунадрезанные в числе 2 или цельные в двух плотных парах в числе 4; всегда наземные псевдобульбы составлены многими междоузлиями и обычно покрыты плотно черепитчато прилегающими основаниями листьев; колонка в основании обычно не продолжена . . . . 5. *Cymbidium* Sw.

7. Цветонос по всей длине прямостоячий; оперкулюм на верхушке обычно с двумя небольшими выростами . . . . . . 9. *Eulophia* R. Br. ex Lindl.

— Цветонос в верхней части внезапно согнутый и поникающий; оперкулюм без выростов на верхушке . . . . 8. *Geodorum* G. Jackson.

8(2). Боковые доли губы крупные, широкие, охватывают с двух сторон колонку; губа с тремя мясистыми голыми килями; растение с толстым одревесневающим стеблем до 3—4 м дл. . . . . 7. *Grammatophyllum* Blume.

— Боковые доли губы маленькие, незаметные, не охватывают колонку; губа с одним центральным опушенным тонким килем; растение с тонким травянистым стеблем обычно не более 0.5 м дл. . . . . . 6. *Dipodium* R. Br.

1. *Bromheadia* Lindl. 1841, Bot. Reg. 27 Misc. 89.

Typus: *Bromheadia palustris* Lindl.=*Bromheadia finlaysoniana* (Lindl.) Miq.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины. 11 [1].

2. *Collabium* Blume, 1825, Bijdr. 8 : 357; Seidenf. 1983, Opera Bot. 72 : 22—27.

Typus: *Collabium nebulosum* Blume.

Сев.-Вост. Индия, континентальная Юго-Вост. Азия, Тайвань, Хайнань, Индонезия. 10 [3].

3. *Chrysoglossum* Blume, 1825, Bijdr. 7 : 337; Seidenf. 1983, Opera Bot. 72 : 19—21.

Typus: *Chrysoglossum ornatum* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, острова западной части Тихого океана. 25 [1].

4. *Diglyphosa* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 60; id. 1825, ibid. 7 : 336.

Typus: *Diglyphosa latifolia* Blume.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия. 5 [1].

5. *Cymbidium* Sw. 1799, Nov. Acta Soc. Sci. Upsal. 6 : 70; Seidenf. 1983, Opera Bot. 72 : 65—93; Puy et Cribb, 1988, Gen. *Cymbidium*: 1—236. — *Jensoa* Raf. 1838, Fl. Tellur. 4 : 38. — *Cyperorchis* Blume, 1848, Rumphia, 4 : 47. — *Iridorchis* Blume, 1858, Orch. Arch. Indones. 1 : 91, tab. 26. — *Arethusantha* Finet, 1897, Bull. Soc. Bot. Fr. 44 : 178. — *Cyperocymbidium* Hawkes, 1964, Orch. Rev. 72 : 420.

Lectotypus: *Cymbidium aloifolium* (L.) Sw.

Континентальная тропическая и субтропическая Азия, Индонезия, Филиппины, Сев-Вост. Австралия, острова западной части Тихого океана. 44 [17].

6. *Dipodium* R. Br. 1810, Prodr. : 330.

Typus: *Dipodium punctatum* (J. E. Smith) R. Br.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, острова западной части Тихого океана. 22 [1].

7. *Grammatophyllum* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 20; id. 1825, ibid. 8 : 377; Seidenf. 1983, Opera Bot. 72 : 96—97.

Typus: *Grammatophyllum speciosum* Blume.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, острова западной части Тихого океана. 8—10 [1].

8. *Geodorum* G. Jackson, 1810, in Andrews Bot. Repos. 10, tab. 626; Seidenf. 1983, Opera Bot. 72 : 47—64.

Typus: *Geodorum citrinum* G. Jackson.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Сев. Австралия. 10 [4].

9. *Eulophia* R. Br. ex Lindl. 1823, Bot. Reg. 8, tab. 686, nom. conserv.; Seidenf. 1983, Opera Bot. 72 : 28—46.

Typus: *Eulophia guineensis* Lindl., typus conserv.

Тропические и субтропические области всех материков. 200 [9].

Subtrib. 2. *Thecostelinae* Schlechter, 1914, Orch. 367. — Trib. *Thecosteleae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 105 (sub «*Thecostelinae*»).

Typus: *Thecostele* Reichenb. f.

Небольшие эпифитные травы с овальными, немного уплощенными, ребристыми, плотно друг к другу примыкающими псевдобульбами, состоящими из одного междоузлия. Листья обычно в числе 2, на верхушке псевдобульбы расположенные, дупликатные, в основании с сочленением. Соцветие боковое, немногоцветковая, простая кисть. Цветки спирально расположенные, средней величины, не ресупинатные. Листочки околоцветника более или менее свободные, лишь боковые листочки наружного круга иногда срастаются между собой своим нижним краем близ основания. Губа мешковидная, сложного строения, частично срастается с колонкой. Колонка по бокам крылатая, сигмовидно изогнутая, с цельным рыльцем. Пыльник терминальный, в виде крышечки. Поллинии в числе 2, с прилипальцем и широкой тегулой. 2n=?

Тропическая Азия.

2 : 4 [2 : 2].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДТРИБЫ *THECOSTELINAE* SCHLECHTER ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Колонка изогнута в виде буквы S; на верхушке вытянутого основания колонки открывается узкий нектарник; поллиниев 2, каждый из которых состоит из двух полушаровидных половинок; тегула короткая, по длине короче своей ширины; прилипальце широкое полуокруглое; оперкулюм полушаровидный . . . . 2. *Thecostele* Reichenb. f.

— Колонка наклонена вперед, но в виде буквы S не изогнута; полое вытянутое основание колонки широко открывается на своей верхушке; поллинии неравные, в числе 4, в двух парах; тегула вытянутая ланцетовидная; прилипальце почти целиком редуцировано; оперкулюм конический . . . . 1. *Thecopus* Siedenf.

1. *Thecopus* Seidenf. 1983, Opera Bot. 72 : 101.

Typus: *Thecopus maingayi* (Hook. f.) Seidenf.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Калимантан. 2—3 [1].

2. *Thecostele* Reichenb. f. 1857, Bonplandia 5 : 37; Seidenf. 1983, Opera Bot. 72 : 98—100.

Typus: *Thecostele zollingeri* Reichenb. f.=*Thecostele alata* (Roxb.) Par. et Reichenb. f.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. 1 [1].

Subtrib. 3. *Acriopsidinae* Dressler, 1979, Selbyana 5 : 197—206. — Trib. *Acriopsideae* Holttum, 1953, Fl. Mal. 1 : 550 (sub «*Acriopsis* tribe»), nom. invalid.

Typus: *Acriopsis* Reinw. ex Blume.

Небольшие эпифитные травы с округлыми псевдобульбами из нескольких междоузлий. Листья немногочисленные, терминальные, дупликатные, с сочленением чуть выше основания. Соцветие боковое, простая или ветвящаяся рыхлая, обычно многоцветковая кисть. Цветки маленькие, ресупинатные, спирально расположенные. Боковые листочки наружного круга околоцветника полностью срастаются в синсепалюм, остальные листочки свободные; губа в значительной степени срастается с колонкой. Колонка по бокам с ланцетовидными или крыловидными, вперед направленными отростками и цельным, узкоэллиптическим рыльцем. Пыльник терминальный. Поллинии в числе 2, продольно с боков сжатые, пластинковидные с прилипальцем и линейной тегулой. 2n=?

Тропическая Азия.

1 : 6 [1 : 2].

Монотипная подтриба.

1. *Acriopsis* Reinw. ex Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 61; id. 1825, ibid. 8 : 376; Chen et Tsi, 1984, Acta Bot.Yunnan. 6, 3 : 270—271; Minderhoud et De Vogel, 1986, Orch, Monogr. 1 : 1—16.

Typus: *Acriopsis javanica* Reinw. ex Blume.

Индокитай, Индонезия, Сев.-Вост. Австралия, Соломоновы острова. 6 [2].

Trib. 3. *Vandeae* Lindl. 1821, Collect. Bot. App.; Reichenb. f. 1868, in Seemann, Flora Vitiensis: 269; Schlechter, 1914, Orch. : 555. — Trib. *Sarcantheae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch. : 107 (sub «*Sarcanthinae*»). — Trib. *Carcochileae* Schlechter, 1914, l. c.: 537, nom. nud.

Typus: *Vanda* W. Jones ex R. Br.

Триба объединяет наиболее высоко специализированные, эволюционно продвинутые роды орхидей флоры Вьетнама. Для представителей трибы очень характерен моноподиальный тип нарастания с последовательной олигомеризацией побега; постепенная редукция путем утраты или слияния числа поллиниев от 4 до 2, очень плотных по консистенции; усложнение строения цветка, особенно губы и шпорца; в некоторых эволюционных рядах прослеживается миниатюризация растений с полной редукцией листьев и передачей ассимиляционной функции уплощенным зеленым корням; в других случаях листья утолщаются, становятся мясистыми или даже цилиндрическими. Очень характерно значительное усложнение формы и строения тегул и прилипалец поллинария. Утолщение стебля в виде псевдобульб, как в большинстве эволюционных рядов орхидных, здесь никогда не происходит. 2n=38—42, 46.

Тропические области всех материков.

140 : 1700 [44 : 148].

Во флоре Вьетнама триба представлена только подтрибой *Vandeinae* Reichenb. f.

Subtrib. 1. *Vandeinae* Reichenb. f. 1851, Icon. Fl. Germ. Helvet. 13—14 : 9 (sub «*Euvandeae*»); Schlechter, 1926, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 9 : 590. — Subtrib. *Sarcanthinae* Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 18 : 288. — Subtrib. *Aeridinae* Pfitz. 1887, Entw. Nat. Anord. Orch.: 108 (sub «*Aerideae*»). — Subtrib. *Saccolabiinae* Schlechter, 1936, l. c.: 590, nom. nud. — Subtrib. *Aerangibidae* Summerhayes, 1966, Kew. Bull. 20 : 188.

Typus: *Vanda* W. Jones ex R. Br.

Эпифитные, наскальные, очень редко наземные травы. Стебель моноподиально нарастающий, травянистый или одревесневающий, иногда лиановидный, тонкий, никогда не образует псевдобульб или утолщений. Листья дупликатные, кондупликатные, иногда латерально сжатые или продольно сложенные, двурядно расположенные, иногда суккулентные, утолщенные или даже цилиндрические, изредка полностью редуцированы и ассимиляция происходит в уплощенных зеленых корнях. Соцветие боковое, простая или ветвящаяся, иногда укороченная, головковидная кисть, реже соцветие одноцветковое. Цветки спирально, двурядно или однобоко расположенные, по величине от маленьких до крупных. Листочки околоцветника большей частью свободные; губа обычно сложного строения, с многочисленными выростами, нередко в основании с мешковидным шпорцем, который имеет внутри разнообразные утолщения и перегородки. Колонка с цельным погруженным рыльцем, часто имеет развитый вырост основания, с верхушкой которого подвижно сочленяется основание губы, в апикальной части по бокам пыльника изредка имеются стилидии. Пыльник терминальный, в виде крышечки-оперкулюма, свободно лежащей на верхушке колонки. Поллинии в числе 2—4, с развитой, иногда очень сложно устроенной тегулой и прилипальцем. 2n=24, 38, 40.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия и Австралия с несколькими видами в Восточной Африке.

86 : 1000 [44 : 148].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ
ПОТРИБЫ *VANDEINAE* REICHENB. F. ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

1. Поллинии в числе 4, сферические, примерно равной величины, полностью разделены между собой . . . . 2.

— Поллинии в числе 2, каждый из которых иногда почти полностью разделен на две полушаровидные доли . . . . 5.

2. Листья, как правило, отсутствуют, изредка образуются маленькие, быстро опадающие, рудиментарные листья; корни уплощенные, зеленые; цветки одноцветные . . . . 25. *Taeniphyllum* Blume.

— Растение с нормальными листьями; корни обычно не уплощенные, часто покрыты веламеном; цветки обычно остаются открытыми несколько дней . . . . 3.

3. Стебель длинный с расставленными листьями; соцветие укороченное, с 1—4 цветками; растение эпифитное . . . . 4.

— Стебель укороченный, с розетковидно сближенными листьями; соцветие вытянутое, многоцветковое; растение наскальное или наземное . . . . 19. *Doritis* Lindl.

4. Листья латерально уплощены, плотно двурядно прилегают друг к другу сво-

ими основаниями, полностью скрывая стебель; соцветие из 1—2 цветков . . . . 7. *Microsaccus* Blume.

— Листья плоские, тонкие или мясистые, но латерально не уплощенные, отстоят друг от друга на стебле; соцветие с 1—4 цветками . . . . 8. *Adenoncos* Blume.

5 (1). Поллинии в числе 2, каждый из которых состоит из двух полушаровидных долей, едва сливающихся между собой . . . . 6.

— Поллинии в числе 2, цельные или лишь до половины разделенные на две доли . . . . 27.

6. Основание колонки не имеет отчетливого вперед направленного выроста . . 7.

— Основание колонки имеет отчетливый, хотя иногда очень маленький вырост, с верхушкой которого сочленяется основание губы . . . . 23.

7. Губа плотно, неподвижно срастается с основанием колонки . . . . . . 8.

— Губа подвижно сочленяется с основанием колонки . . . . 22.

8. Губа в основании мешковидная или со шпорцем . . . . 9.

— Губа в основании вогнутая или плоская, без мешковидного или цилиндрического шпорца . . . . 11. *Vandopsis* Pfitz.

9. Шпорец без продольной перегородки . . . . 10.

— Шпорец с отчетливой медианной продольной перегородкой . . . . . 17.

10. Шпорец без выростов или утолщений на задней стенке . . . . 11.

— Шпорец обычно с язычковидным выростом или отчетливым утолщением на задней стенке . . . . 15.

11. Тегула линейная, примерно в 4 раза длиннее диаметра поллиния; средняя доля губы по краю бахромчатая или пальчатая . . . . 27. *Ornithochilus* Wall. ex Benth.

— Тегула не линейная, не более чем в 2 раза длиннее диаметра поллиния; средняя доля губы с ровным или неправильно-городчатым краем . . . 12.

12. В основании эпихилия у входа в шпорец располагается поперечный мясистый валик или отчетливый бугорок . . . . 13.

— Поперечный валик или мясистый бугорок в основании эпихилия у входа в шпорец отсутствует . . . . 14.

13. Мешковидное основание губы внутри покрыто волосками; крупные одревесневающие, часто кустарниковидные травы . . . . . . 1. *Acampe* Lindl.

— Волоски на внутренней поверхности мешковидного основания губы или шпорца отсутствуют; растения маленькие . . . 34. *Smitinandia* Holttum.

14 (12). Губа значительно короче медианного листочка наружного круга околоцветника; цветки крупные ярко-красные . . . . . 6. *Renanthera* Lour.

— Губа равна или длиннее медианного листочка наружного круга околоцветника; цветки маленькие, белые или розоватые . . 43. *Schoenorchis* Blume.

15 (10). Язычковидный вырост на задней стенке мешковидного шпорца покрыт многочисленными волосками, расположен у самого входа в шпорец . . 16.

— Язычковидный вырост на задней стенке мешковидного шпорца голый, лежит глубоко в шпорце . . . . 2. *Pomatocalpa* Breda.

16. Соцветие простая укороченная кисть с 1—3(5) сближенными цветками . . . . 3. *Trichoglottis* Blume.

— Соцветие большей частью ветвистая, многоцветковая кисть с расставленными цветками . . . . 4. *Staurochilus* Ridl. ex Pfitz.

17 (9). Колонка на верхушке по бокам пыльника несет два линейных пальцевидных стилидия; соцветие укороченное из 1—3 цветков . . . . 39. *Pelatantheria* Ridl.

— Колонка на верхушке стилидиев не имеет; соцветие более или менее удлиненное, многоцветковое . . . . 18.

18. Вырост клювика, поддерживающий тегулу, крупный, широкий и длинный, большей частью вверх загнутый; тегула линейная, обычно почти в 10 раз превышает по длине диаметр поллиния . . . . . . 30. *Micropera* Lindl.

— Вырост клювика, поддерживающий тегулу, маленький или крупный, но отчетливо вниз загнутый; тегула широкая или лишь в верхней части расширяющаяся, большей частью не более чем в 5 раз превышает диаметр поллиния . . . . 19.

19. Клинандриум спереди имеет массивный вырост, в желобке которого лежит горбовидно изогнутая тегула дорсально расположенных поллиниев . . . . 31. *Sarcoglyphis* Garay.

— Клинандриум не имеет массивного желобчатого выроста в передней части . . . . 20.

20. Прицветники крупные, по длине превышают цветки; прицветники, завязь и листочки околоцветника густо опушены . . . . 40. *Cleisomeria* Lindl. ex G. Don.

— Прицветники маленькие, по длине много меньше цветков, голые . . . 21.

21. Вырост клювика, поддерживающий тегулу, хоботковидный, вниз согнутый; оперкулюм спереди с длинным клювовидным отростком; тегула линейная, к верхушке внезапно расширяющаяся . . . . . 44. *Stereochilus* Lindl.

— Вырост клювика, поддерживающий тегулу, большей частью небольшой, не хоботковидный; оперкулюм спереди лишь с маленьким зубчиком; тегула обычно широкая, часто очень сложного строения . . 36. *Cleisostoma* Blume.

22(7). В мясистом гипохилии губы скрыт нектарник в виде малозаметного небольшого узкого канальца; листочки околоцветника яйцевидные, мясистые . . . . 10. *Hygrochilus* Pfitz.

— В основании губы имеется отчетливый широкий шпорец; листочки околоцветника ланцетные, узкие, обычно к верхушке немного расширяющиеся, более или менее тонкие . . . . 5. *Arachnis* Blume.

23(6). Губа в основании с цилиндрическим или мешковидным шпорцем . . . 24.

— Губа близ основания плоская или вогнутая, без шпорца . . . . . . 25.

24. Шпорец не имеет внутри продольной перегородки. 18. *Kingidium* P. F. Hunt.

— Шпорец внутри с продольной перегородкой . . . 36. *Cleisostoma* Blume.

25(23). Растение эпифитное; тегула не более чем в 2 раза длиннее диаметра поллиния . . . . 26.

— Растение наскальное или наземное; тегула в 3—4 раза длиннее диаметра поллиния . . . . 19. *Doritis* Lindl.

26. Тегула широкая, короче чем диаметр поллиния; растение обычно с нормальными долгоживущими листьями . . . . 23. *Thrixspermum* Lour.

— Тегула линейная или ланцетная, примерно в 2 раза длиннее диаметра поллиния; растение во время цветения без листьев, изредка образуются маленькие, быстро опадающие листья . . . . 24. *Chiloschista* Lindl.

27(5). Два поллиния более или менее (но не почти полностью, большей частью наполовину) разделены на две доли . . . . 28.

— Два поллиния сферические, цельные, совершенно гладкие или с небольшим рубчиком или пóрой на спинке . . . . 36.

28. Колонка не имеет выроста основания . . . . 29.

— Колонка имеет иногда небольшой, но всегда отчетливый вырост своего основания . . . . 33.

29. Клювик крупный, вильчато разделенный на две ланцетные доли; на дорсальной стенке шпорца имеется крупный опушенный вниз направленный клиновидный вырост . . . . 33. *Cleisocentron* Bruehl.

— Клювик небольшой не разделен вильчато на две длинные ланцетные доли; дорсальная стенка шпорца без выроста или с маленькой голой V-образной складкой . . . . 30.

30. Тегула короткая и широкая, в виде плоской пластинки; прилипальце большей частью округлое . . . . 12. *Vanda* W. Jones ex R. Br.

— Тегула линейная, часто только к верхушке расширяющаяся, нередко сложно устроенная; прилипальце большей частью вытянутое . . . . . . 31.

31. Крупное растение с жесткими вдоль сложенными листьями, 20—30 см дл. . . . . 13. *Rhynchostylis* Blume.

— Растения небольшие, листья 5—15 см дл., кожистые, но не жесткие, килеватые, но вдоль обычно не сложенные . . . . 32.

32. Верхушка тегулы в верхней части расширяющаяся, S-образно изогнутая, огибает поллинии спереди, сверху и сзади и зонтиковидно нависает над ними, разделяя их продольной медианной вертикальной пластинкой . . . . 32. *Uncifera* Lindl.

— Тегула в виде простой плоской ланцетовидной пластинки, иногда согнутой на верхушке . . . . 35. *Robiquetia* Gaudich.

33(28). Листья цилиндрические . . . . 17. *Papilionanthe* Schlechter.

— Листья плоские . . . . 34.

34. Цилиндрический или мешковидный шпорец располагается в основании гипохилия; эпихилий в виде нормально развитой доли, более или менее плоский . . . . 35.

— Цилиндрический или мешковидный шпорец располагается в центре губы; эпихилий или полностью редуцирован, или превращается в короткое мясистое утолщение . . . . 27. *Pteroceras* Hassk.

35. Шпорец отсутствует или очень маленький; губа на верхней поверхности несет один или несколько вильчатых вперед направленных отростков; соцветие из нескольких двурядно расположенных цветков . . 20. *Phalaenopsis* Blume.

— Шпорец крупный, цилиндрический; губа на верхней поверхности не имеет вильчатых выростов; соцветие с многочисленными, спирально расположенными цветками . . . . 14. *Aerides* Lour.

36(27). Оба поллиния с небольшой трещиной или по́рой на своей спинке . . 37.

— Оба поллиния совершенно гладкие, с ровной поверхностью, без трещин и пор . . . . 43.

37. Губа подвижно сочленена с колонкой . . . . 38.

— Губа плотно, неподвижно срастается с колонкой . . . . 39.

38. Колонка с длинным выростом основания; тегула длинная, линейная . . . . 28. *Cryptopylos* Garay.

— Колонка не имеет выроста основания; тегула короткая, ланцетовидная или овальная . . . . 4. *Biermannia* King et Pantl.

39. Шпорец в основании губы отсутствует; колонка не имеет выроста основания; листья цилиндрические . . . . 9. *Luisia* Gaudich.

— В основании губы имеется цилиндрический или мешковидный шпорец; колонка с выростом основания, реже его нет; листья плоские или цилиндрические, глубоко желобчатые . . . . 40.

40. Рыльце овальное, вздутое наподобие пузыря; клювик в виде двух параллельно лежащих килей . . . . 38. *Eparmatostigma* Garay.

— Рыльце вогнутое; клювик маленький, реже из двух крупных сферических утолщений . . . . 41.

41. Гипохилий мешковидный; эпихилий отделен от мешковидного гипохилия поперечным валиком, связывающим края боковых долей эпихилия . . . . 42. *Gastrochilus* D. Don.

— Шпорец длинный, цилиндрический, не мешковидный, редко широкий, конусовидный; поперечный небольшой язычковидный вырост в основании эпихилия не связывает его края . . . . 42.

42. Средняя доля губы широкая, округлая или эллиптическая, тонкая, часто по краям загибающаяся; листья цилиндрические, желобчатые; основание колонки с неясным выростом . . . . 15. *Holcoglossum* Schlechter.

— Средняя доля губы маленькая, язычковидная, ланцетная, не утонченная; листья плоские, сильно килеватые, иногда мясистые; вырост основания колонки отсутствует . . . . 16. *Ascocentrum* Schlechter.

43(36). Вырост основания колонки хорошо развит, тегула к верхушке не расширяется, иногда почти полностью редуцирована . . . . 44.

— Колонка не имеет выроста основания, тегула к верхушке внезапно расширяется . . . . 45.

44. Вырост основания колонки длинный, основание губы плотно срастается с его верхушкой; тегула почти полностью редуцирована, с крупным прилипальцем . . . . 26. *Parapteroceras* Aver.

— Вырост основания колонки маленький, губа подвижно сочленяется с его верхушкой; тегула нормально развита, с небольшим прилипальцем . . . . 22. *Grosourdya* Reichenb. f.

45. Боковые доли губы очень крупные, часто по краю реснитчатые . . . . 29. *Pennilabium* J. J. Smith.

— Боковые доли губы очень маленькие, зубчиковидные, ровные по краю . . . . 41. *Malleola* J. J. Smith et Schlechter ex Schlechter.

1. *Acampe* Lindl. 1853, Fol. Orch. Acampe : 1; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 45—50.

Lectotypus: *Acampe longifolia* (Lindl.) Lindl.=*Acampe rigida* (Buch.-Ham. ex J. E. Smith) P. F. Hunt.

Вост. Африка, Мадагаскар, континентальная тропическая Азия, Филиппины. 4 [3].

2. *Pomatocalpa* Breda, 1827, Gen. Sp. Orch. Asclep. 3, tab. 15; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 189; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 97—114.

Typus: *Pomatocalpa spicatum* Breda.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины, острова западной части Тихого океана. 35—40 [3].

3. *Trichoglottis* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 8; id. 1825, ibid. 8 : 359; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 208; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 76—87.

Typus: *Trichoglottis retusa* Blume.

Цейлон, континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины, Австралия. 20 [4].

4. *Staurochilus* Ridl. ex Pfitz. 1900, Pflanzenf. Nachtr. 2—4, 2 : 16; Ridl. 1896, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 32 : 351, nom. nud.; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 88—96.

Typus: *Staurochilus fasciatus* (Reichenb. f.) Ridl. ex Pfitz.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины. 12 [1].

5. *Arachnis* Blume, 1825, Bijdr. 8 : 365; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 140—143.

Typus: *Arachnis moschifera* Blume=*Arachnis flos-aeris* (L.) Reichenb. f.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, острова Тихого океана. 13 [4].

6. *Renanthera* Lour. 1790, Fl. Cochinchin. : 521; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 58—63.

Typus: *Renanthera coccinea* Lour.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины, Соломоновы острова. 10—15 [3].

7. *Microsaccus* Blume, 1825, Bijdr. 8 : 367; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 25—26.

Typus: *Microsaccus javensis* Blume.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины. 6 [1].

8. *Adenoncos* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 2; id. 1825, ibid. 8 : 381; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 156; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 27—30. — *Podochilopsis* Guillaum. 1962, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 34, 6 : 478.

Typus: *Adenoncos virens* Blume.

Индокитай, п-ов Малакка, Индонезия. 10 [1].

9. *Luisia* Gaudich. 1829, in Freycinet, Voyage Uranie Physicien. Bot.: 426; Sei-

denf. 1971, Dansk Bot. Ark. 27, 4 : 1—101; id 1988, Opera Bot. 95 : 270—284.

Typus: *Luisia teretifolia* Gaudich.

Континентальная тропическая и субтропическая Азия, Индонезия, Филиппины, острова западной части Тихого океана. 50 [10].

10. *Hygrochilus* Pfitz. 1897, Pflanzenfam. Nachtr. 2—4, 1 : 112; Garay, 1974, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 10 : 374; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 138—139.

Typus: *Hygrochilus parishii* (Reichenb. f.) Pfitz.

Сев.-Вост. Индия, Южн. Китай, Таиланд, Индокитай. 1 [1].

11. *Vandopsis* Pfitz.1889, Pflanzen. 2, 6 : 210; Garay, 1973, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 7 : 374; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 35—38.

Typus: *Vandopsis lissochiloides* (Gaud.) Pfitz.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины, острова западной части Тихого океана. 10 [1].

12. *Vanda* W. Jones ex R. Br. 1820, Bot. Reg. 6, tab. 506; W. Jones, 1795, Asiat. Research. 4 : 302, nom. nud.; Cheng et Tang, 1986, Acta Bot. Yunnan. 8, 2 : 213—221; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 194—211.

Typus: *Vanda roxburghii* R. Br.=*Vanda tesselata* (Roxb.) G. Don.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины, Сев. Австралия. 40 [4].

13. *Rhynchostylis* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 49; id. 1825, ibid. 7 : 285; Seidenf. 1988, Opera Bot.95 : 214—219.

Typus: *Rhynchostylis retusa* (L.) Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. 4 [3].

14. *Aerides* Lour. 1790, Fl. Cochinchin. : 525; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 158; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 242—251.

Typus: *Aerides odorata* Lour.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. 20 [7].

15. *Holcoglossum* Schlechter, 1919, Feddes Repert. (Beih.) 4 : 285; Tsi, 1982, Acta Phytotax. Sin. 20, 4 : 439—444; Christenson, 1987, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 44, 2 : 249—256; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 304—308. — *Finetia* Schlechter, 1918, Beih. Bot. Centralbl. 36, 2 : 140, non Gagnep. 1916. — *Neofinetia* Hu, 1925, Rhodora 27 : 107. — *Nipponorchis* Masamune, 1934, Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Univ. 11 : 592.

Typus: *Holcoglossum quasipinifolium* (Hayata) Schlechter.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Япония, острова Рюкю, Тайвань, Хайнань. 8—10 [4].

16. *Ascocentrum* Schlechter, 1913, Feddes Repert. (Beih.) 1 : 975; J. J. Smith, 1914, Bull. Jard. Bot. (Buitenzorg) 2 s. 14 : 49, emend.; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 309—318.

Typus: *Ascocentrum miniatum* (Lindl.) Schlechter.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Суматра, Ява, Филиппины. 8 [3].

17. *Papilionanthe* Schlechter, 1915, Orch. 9 : 78; Garay, 1974, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 10 : 369; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 230—233. — *Vanda R.* Br. sect. *Teretifoliae* Pfitz. 1889, Pflanzen. 2, 6 : 214. — *Aerides* Lour. sect. *Phalaenidium* Fitz. 1889, l. c.: 217.

Typus: *Papilionanthe teres* (Roxb.) Schlechter.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 9 [3].

18. *Kingidium* P. F. Hunt, 1970, Kew Bull. 24 : 97; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 182—189. — *Kingiella* Rolfe, 1917, Orch. Rev. 25 : 197, nom. rej., non *Kingella* van Tiegh. 1895. — *Polychilos* sect. *Kingidium* (P. F. Hunt) P. S. Shim, 1982, Mal. Nat. Journ. 36 : 28. — *Phalaenopsis* Blume sect. *Deliciosae*: Christenson, 1986, Selbyana 9 : 167.

Lectotypus: *Kingidium taenialis* (Lindl.) P. F. Hunt.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины. 5 [1].

19. *Doritis* Lindl. 1833, Gen. Sp. Orch. Pl. : 178; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 31—34.

Typus: *Doritis pulcherrima* Lindl.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия. 2 [2].

20. *Phalaenopsis* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 44; id. 1825, ibid. 7 : 294; Sweet, 1980, Gen. *Phalaenopsis* : 1—128; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 236—241.

Typus: *Phalaenopsis amabilis* (L.) Blume.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины, Сев. Австралия. 40 [6].

21. *Biermannia* King et Pantl. 1897, Journ. As. Soc. Bengal 66 : 591; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 161.

Typus: *Biermannia, quinquecallosa* King et Pantl.

Сев.-Вост. Индия, Южн. Китай, континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия. 10 [2].

22. *Grosourdya* Reichenb. f. 1864, Bot. Zeit. 22 : 297; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 180; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 320—324.

Typus: *Grosourdya elegans* Reichenb. f.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины. 10 [1].

23. *Thrixspermum* Lour. 1790, Fl. Cochinchin.: 519; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 206; Liu et Hsu, 1977, Taiwania 22 : 59—72; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 149—167, non Reichenb. f. 1867. — *Dendrocolla* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 67; id. 1825, ibid. 7 : 286. — *Orsidice* Reichenb. f. 1854, Bonplandia 2 : 93. — *Thylacis* Gagnep. 1932, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2s. 4, 5 : 599.

Typus: *Thrixspermum centipeda* Lour.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины, 150 [15].

24. *Chilischista* Lindl. 1832, Bot. Reg. 18, tab. 1522; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 165; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 168—181.

Typus: *Chiloschista usneoides* (D. Don) Lindl.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Сев. Австралия. 15—20 [1].

25. *Taeniophyllum* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 70; id. 1825, ibid. 7 : 354; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 205; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 17—24.

Lectotypus: *Taeniphyllum obtisum* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Австралия, острова западной части Тихого океана. 150 [6].

26. *Parapterocearas* Aver. 1990, Bot. Journ. (Leningrad) 75, 5 : 723.

Typus: *Parapteroceras elobe* (Seidenf.) Aver.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины. 7 [1].

27. *Pteroceras* Hassk. 1842, Tijdsch. Nat. Geschied. 9 : 142; Holttum, 1960, Kew Bull. 14, 2 : 263—276; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 192; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 252—257. — *Dendrocolla* Blume sect. *Tubera* Blume, 1825, Bijdr. 6 : 286. — *Ornitharium* Lindl. et Paxt. 1850—1851, Flower Gard. 1 : 188, tab. 117. — *Thrixspermum* Reichenb. f. 1867, Xenia Orch. 2 : 121, non Lour. 1790. — *Sarcochilus* R. Br. sect. *Tubera* Benth. in Benth. et Hook. f. 1883, Gen. Pl. 3 : 575. — *Ascochilus* Ridl. 1895, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 32 : 374, p. p. — *Parasarcochilus* Dockr. 1967, Austral. Sarcanth. : 22.

Typus: *Pteroceras radicans* Hassk.=*Pteroceras teres* (Blume) Holttum.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Филиппины. 25 [5].

28. *Cryptopylos* Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 176; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 266—267.

Typus: *Cryptopylos clausus* (J. J. Smith) Garay.

Таиланд, Индокитай, Суматра. 1 [1].

29. *Pennilabium* J. J. Smith, 1914, Bull. Jard. Bot. (Buitenzorg) 2 s. 14 : 43; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 189.

Lectotypus: *Pennilabium angraecum* (Ridl.) J. J. Smith.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины. 10—12 [1].

30. *Micropera* Lindl. 1832, Bot. Reg. 18, tab. 1522; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 185; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 120—126. — *Camarotis* Lindl. 1833, Gen. Sp. Orch. Pl. : 219.

Typus: *Micropera pallida* (Roxb.) Lindl.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Сев. Австралия, острова западной части Тихого океана. 14—15 [3].

31. *Sarcoglyphis* Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 200; id. 1973, ibid. 23, 7 : 373; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 127—130.

Typus: *Sarcoglyphis mirabilis* (Reichenb. f.) Garay.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 10 [1].

32. *Uncifera* Lindl. 1858, Proc. Linn. Soc. London 3 : 39; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 220—222.

Lectotypus: *Uncifera obtusifolia* Lindl.

Сев.-Вост. Индия, континентальная Юго-Вост. Азия. 6 [1].

33. *Cleisocentron* Bruehl. 1926, Guide Orch. Sikkim : 136; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 167.

Typus: *Cleisocentron trichromum* (Reichenb. f.) Bruehl.

Сев.-Вост. Индия, Индокитай. 3 [1].

34. *Smitinandia* Holttum, 1969, Gard. Bull. (Singapore) 25 : 105; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 204; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 53—55.

Typus: *Smitinandia micrantha* (Lindl.) Holttum.

Континентальная тропическая Азия. 2 [1].

35. *Robiquetia* Gaudich. 1829, in Freycinet, Voyage Uranie Physicien. Bot. : 426; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 196; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 223—227.

Typus: *Robiquetia ascendens* Gaudich.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Австралия, острова Тихого океана. 40 [2].

36. *Cleisostoma* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 27; id. 1825, ibid. 8 : 362; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 168; Seidenf. 1975, Dansk Bot. Ark. 29, 3 : 1—80; Tsi, 1983, Bull. Bot. Research 3, 4 : 71—85. — *Echioglossum* Blume, 1825, l. c. 6, fig. 28. — *Sarcanthus* Lindl. 1826, Collect. Bot. tab. 39 B, non Lindl. 1824. — *Echinoglossum* blume ex Reichenb. f. 1841, Herbarienb. Nomencl. 54, n. 2093.

Lectotypus: *Cleisostoma sagittatum* Blume.

Тропические области Старого Света. 100 [20].

37. *Ornithochilus* Wall. et Benth. 1881, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 18 : 334; Benth. et Hook. 1883, Gen. Pl. 3 : 478; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 42—44.

Typus: *Ornithochilus difformis* (Wall. ex Lindl.) Schlechter.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Суматра, Калимантан. 3 [2].

38. *Eparmatostigma* Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 178.

Typus: *Eparmatostigma dives* (Reinchenb. f.) Garay.

Вьетнам. 1 [1].

39. *Pelatantheria* Ridl. 1896, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 32 : 371; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 115—119. — *Cleisostoma* Blume sect. *Repens* Tsi, 1983, Bull. Bot. Research 3, 4 : 72.

Lectotypus: *Pelatantheria ctenoglossum* Ridl.

Континентальная тропическая Азия, Суматра. 6 [3].

40. *Cleisomeria* Lindl. ex G. Don, 1855, Loud. Encycl. Pl. ed. 4, 2 : 1447, 1472; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 167; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 131—132.

Typus: *Cleisomeria lanatum* (Lindl.) Lindl. ex G. Don.

Континентальная Юго-Вост. Азия. 2 [1].

41. *Malleola* J. J. Smith et Schlechter ex Schlechter, 1913, Feddes Repert.

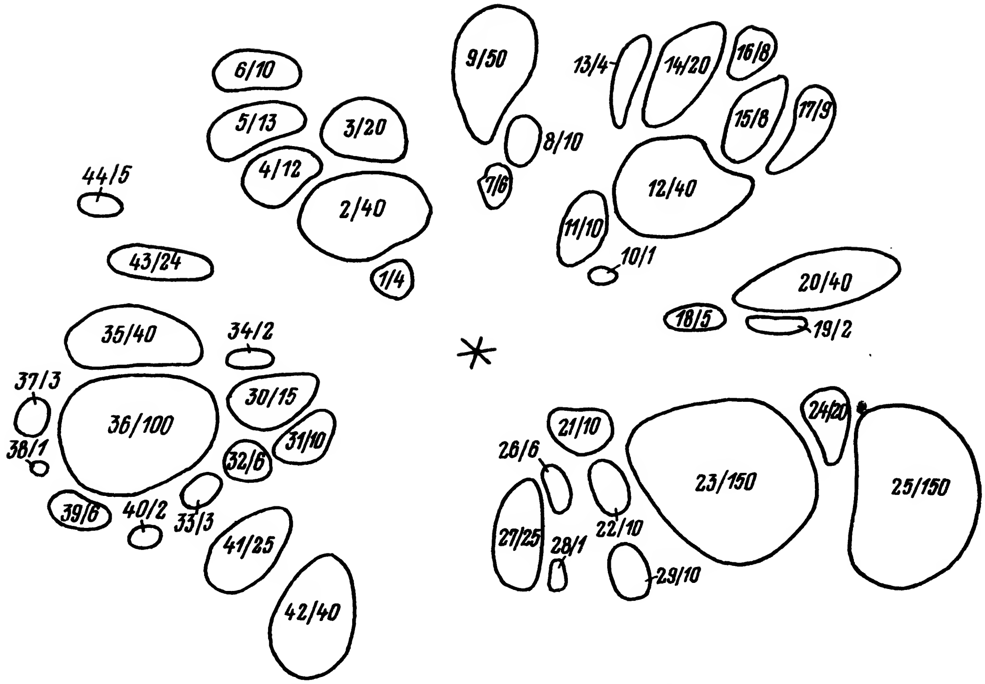


Схема филогенетических взаимоотношений родов в подтрибе *Vandeinae* Reichenb. f.

На представленном срезе «филогенетического древа» размер фигур, обозначающих роды, приблизительно отражает их объем. Цифра в числителе дроби соответствует порядковому номеру рода в системе; в знаменателе — общему числу видов данного рода. Звездочка указывает на условное положение на схеме анцестрального комплекса.

(Beih.) 1 : 979; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 184; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 333—338.

Lectotypus: *Malleola sphingoides* J. J. Smith.

Континентальная Юго-Вост. Азия, Индонезия, Филиппины, острова Тихого океана. 20—30 [2].

42. *Gastrochilus* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal. : 32; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 179, non Wall. 1829; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 285—303.

Typus: *Gastrochilus calceolaris* (J. E. Smith) D. Don.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия. 40 [6].

43. *Schoenorchis* Blume, 1825, Bijdr. 6, fig. 23; id. 1825, ibid. 8 : 361; Reinw. 1825, Hornschuh : 4; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 202; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 66—75.

Lectotypus: *Schoenorchis juncifolia* Blume.

Континентальная тропическая Азия, Индонезия, Австралия, острова Тихого океана. 24 [5].

44. *Stereochilus* Lindl. 1858, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 3 : 38; Holttum, 1960, Kew Bull. 14, 2 : 275; Garay, 1972, Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 23, 4 : 204; Seidenf. 1988, Opera Bot. 95 : 133—135.

Typus: *Stereochilus hirtus* Lindl.

Сев-Вост. Индия, Бирма, Таиланд, Вьетнам. 5 [1].

Поскольку линейное расположение таксонов в нашей системе лишь очень приблизительно отражает их взаимное родство, предлагаем схематичное изображение взаимоотношений родов наиболее трудной в систематическом отношении подтрибы *Vandeinae* Reichenb. f. (см. рисунок). Рисунок представляет срез «родословного древа» подтрибы на современном этапе, где взаимное расположение фигур, обозначающих роды, отражает их родство, а отдаленность от условного анцестрального комплекса (отмеченного звездочкой) — степень специализации и эволюционной продвинутости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейства *Apostasioideae, Cypripedioideae, Neottioideae* и *Orchidoideae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75, № 7. С. 109—124. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Vanilleae, Gastrodieae, Epipogieae, Arethuseae* и *Coelogyneae* // Бот. журн. 1990б. Т. 75, № 12. С. 1757—1767. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Malaxideae* и *Epidendreae* // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 1. С. 120—128. — *Williams N. H., Broome C. R.* Scanning electron microscope studies of orchid pollen // Amer. Orch. Soc. Bull. 1976. Vol. 45. P. 699—707. — *Zavada M. S.* Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures // Bot. Rew. 1983. Vol. 49, N 4. P. 331—379.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 28 XI 1989

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(47+57)-757.2
© 1991 г.

Д. В. Гельтман

О ДВУХ НОВЫХ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИДАХ РОДА *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*)

D. V. GELTMAN. ON THE TWO NEW FOR THE FLORA OF THE USSR SPECIES OF THE GENUS *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*)

Сообщается о двух новых для флоры СССР видах: *Euphorbia djimilensis*, произрастающем в основном в Аджарии, и *E. terracina*, отмеченном для окрестностей Сухуми.

В ходе обработки гербарных материалов по роду *Euphorbia* L. в связи с подготовкой «Критического конспекта флоры Кавказа» были обнаружены образцы видов, ранее не приводившихся для флоры СССР.

1. *E. djimilensis* Boiss. 1879, FL. Orient. 4 : 1104. — *E.scripta* auct. non Somm. et Leviér: Дмитриева, 1959. Опр. раст. Аджарии : 103.

Исследованные экземпляры: Западное Закавказье, Аджарская АССР, истоки р. Кинтриш, яйла Сарбиела, субальпийская лужайка среди зарослей рододендрона, 2 VII 1948, В. Сочава, В. Семенова (LE); Аджаро-Имеритинский хр., вершина г. Хино, субальпы, заросли можжевельника, 14 VII 1953, А. Дмитриева (LE, BAT); [1] Аджаро-Имеретинский хр., вершина г. Хино, заросли рододендрона кавказского, 14 VII 1953, А. Дмитриева (LE, BAT); Аджаро-Имеретинский хр., г. Сарбиела, заросли рододендрона кавказского, 6 VIII 1953, А. Дмитриева (LE, BAT); Абхазская АССР, верховья р. Кодор, окр. с. Генцвиши, г. Хумис, 2000 м над ур. м., среди *Rhododendron caucasicum*, 1 VII 1964, Е. Мордак (LE); Аджаро-Имеретинский хр., окр. яйл Сармикели в верховьях р. Кинтриш, выс. 2300 м над ур. м., в зарослях рододендрона кавказского, 10 VII 1965, А. Дмитриева (LE, BAT); Кобулетский р-н, Кинтришский заповедник, Сарбиела, высокотравье, 24—27 VII 1988, А. Хохряков, М. Мазуренко (MHA).

Рассматриваемый вид относится к подсекции *Lutescentes* Prokh. секции *Helioscopia* (Roeper) Godr. и близок к *E. scripta* Somm. et Leviér, однако хорошо отличается от него поверхностью плодов с короткими бородавками, а не длинными, нередко разветвленными выростами (рис. 1), а также размерами семян: у *E. djimilensis* — (2.3)2.8—3 мм дл. и (2)2.3—2.5 мм шир., а у *E. scripta* — не более 2.6 мм дл. и 2 мм шир. Кроме того, поверхность семян у первого вида гладкая, а у второго нередко (хотя и не всегда) с сетчатым рисунком.

На Кавказе *E. djimilensis* распространен в основном в Аджарии, одно местонахождение известно в Абхазии. За пределами СССР он встречается в северо-восточной Турции (вилайеты Trabzon и Rize) и после разрыва ареала в южной Турции (вилайеты Adana и Hatay) (Radcliffe-Smith, 1982). Таким образом, почти весь ареал этого вида находится в пределах эвксинской

---

[1] Гербарных образцов непосредственно из Гербария Батумского ботанического сада мы не видели. Однако соответствующие образцы в LE — дублеты из этого Гербария.

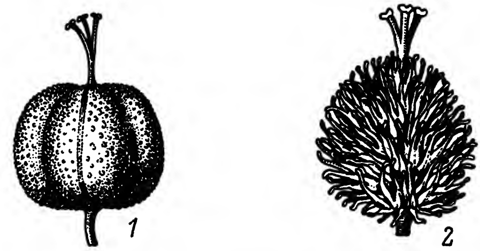


Рис. 1. Плоды *Euphorbia djimilensis* (*1*) и *E. scripta* (*2*).

флористической провинции (в понимании А. Л. Тахтаджяна, 1978) и лишь частично заходит в пределы Восточносредиземноморской провинции.

Следует отметить, что исследованные изотипы этого вида, собранные в северо-восточной Турции, имеют голые листья, тогда как все экземпляры с Кавказа — достаточно сильно опушенные. Это могло бы служить основанием для рассмотрения кавказских растений в качестве самостоятельного вида. Однако во «Флоре Турции» (Radcliffe-Smith, 1982) отмечено, что листья у *E. djimelensis* бывают как голые, так и опушенные, т. е., очевидно, по этому признаку он достаточно сильно варьирует.

Судя по этикеткам гербарных образцов, *E. djimilensis* на Кавказе встречается в субальпийском поясе (2000—2300 м над ур. м.) и приурочен к стланиковым кустарниковым зарослям либо из *Rhododendron caucasicum* L. (родоретам), либо из *Juniperus hemisphaerica* J. et C. Presl. (=*J. pigmaea* C. Koch.). На территории северо-восточной Турции он также встречается только в субальпийском поясе, а в южной Турции он отмечен ниже — в лесном поясе (700—1600 м над ур. м.) (Radcliffe-Smith, 1982).

Уже упоминавшийся близкий вид *Euphorbia scripta* отличается от *E. djimilensis* не только морфологически, но и эколого-географически. Он распространен в более северных районах, в Абхазии и Сванетии, а также прилежащих к Абхазии высокогорных районах Краснодарского края. Произрастает он также в субальпийском поясе, но приурочен в основном к субальпийским лугам и очень редко отмечается в родоретах.

2. *E. terracina* L. 1753, Sp. Pl. : 654. — *E. boissieriana* auct., non (Woronow) Prokh.: Колаковский, 1982, Флора Абхазии, изд. 2, 2 : 192.

Исследованные экземпляры: Абхазия, Сухуми, Синопское побережье, 21 VIII 1934, 22 VIII 1934, M. Sachokia (TBI); окр. Сухуми, около парка ВИРа, 26 VI 1935, А. Колаковский (TBI); Abchasia, prope opp. Suchum, 26 VI 1935, A. Kolakovsky (SUCH); окр. Сухума, 26 VI 1935, Захарова, № 1253 (LE); Абхазия, Сухумский ботан. сад, приморский песок, 27 VI 1946, Г. Кварцхелия (SUCH); Абхазия, Сухуми, у пл. Бараташвили, 29 IX 1946, А. Колаковский, М. Сахокиа (SUCH); Абхазия, Сухуми, 12 VIII 1973, Шенгелия (SUCH); Сухуми, пляж у насыпи ж. д., 2 I 1978, З. Адзинба (SUCH).

E. terracina — многолетник с сильно разветвленным стеблем и довольно узкими (у наших экземпляров), в верхней части пильчатыми листьями, выемчато-зубчатыми листочками оберточки; нектарники циатиев с длинными придатками (рожками) (рис. 2). Он широко распространен в Средиземноморье (Med-Cheklist, 1986), хотя в его восточной части, например в Турции, довольно редок (Khan, 1964; Radcliffe-Smith, 1982). На территории СССР известен только в окр. Сухуми. Следует отметить, что A. Radcliffe-Smith (1982) приводит этот вид для Грузии, очевидно, на основании материалов, имеющихся в зарубежных гербариях; это указание оказалось незамеченным в нашей литературе.

E. terracina — очень полиморфный вид, неоднократно описывался под различными названиями, однако еще E. Boissier (1866, 1879) было принято

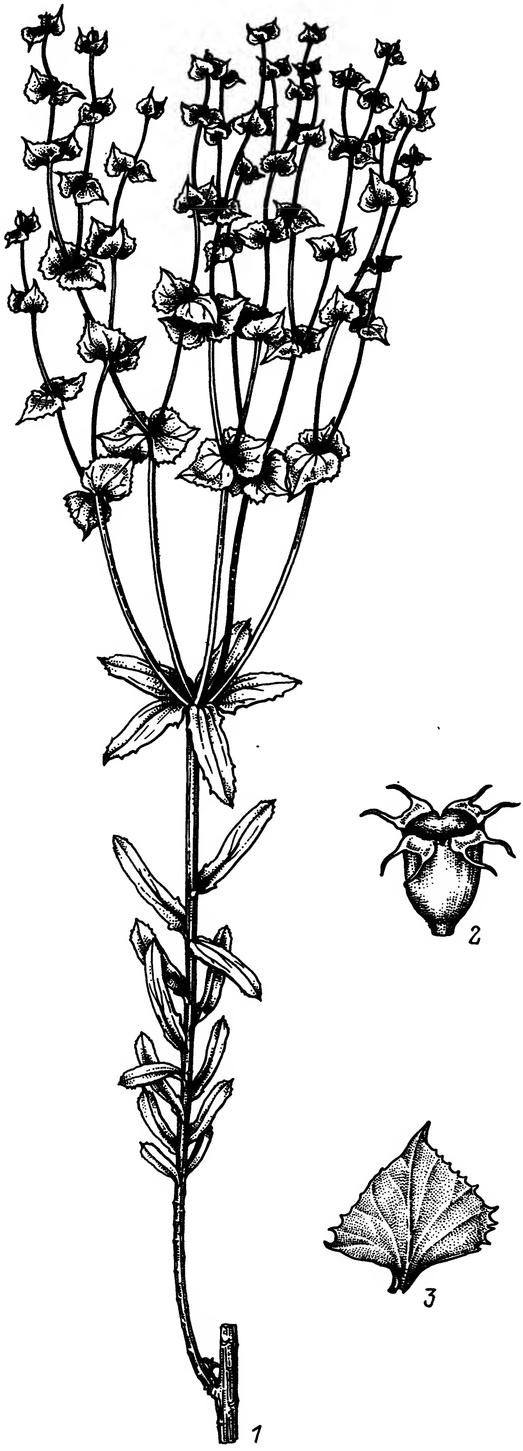


Рис. 2. *Euphorbia terracina.*
1 — фрагмент растения (боковая веточка), *2* — циатий с нектарниками, *3* — листочек оберточки.

широкое его понимание, и эта точка зрения является до сего времени преобладающей.

В основной части ареала *E. terracina* встречается по песчаным морским побережьям, а также по дюнам, каменистым склонам, вдоль дорог. Такие растения легко разносятся человеком и поэтому местонахождение в окр. Сухуми может быть заносного характера, хотя и не исключено, что оно представляет собой восточный предел естественного распространения этого вида.

В отношении положения *E. terracina* в системе рода единого мнения нет. A. R. Smith, T. G. Tutin (1968) относят его к секции *Esula* W. Koch, тогда как Radcliffe-Smith (1982) — к секции *Paralias* Lázaro. Действительно, признаки *E. terracina* дают основания для сближения с видами как первой (длинные рожки нектарников), так и второй (общий „суккулентный" облик, неясная средняя жилка стеблевых листьев, признаки семян) секций. Можно добавить, что есть основания для сближения этого вида и с секцией *Helioscopia* (зубчатые верхушки стеблевых листьев, листочков обертки и оберточки). Очевидно, *E. terracina* достаточно хорошо сохранил признаки, характерные для гипотетической слабо специализированной предковой группы, давшей начало всем трем упомянутым секциям. Мы, следуя Radcliffe-Smith (1982), относим этот вид к секции *Paralias*. По-видимому, его следует выделить в особую подсекцию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с. — *Boissier E. E. Euphorbia* L. // De Candolle A. P. Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1866. Pars 15, sect. 2. P. 7—186. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Genevae et Basileae, 1879. Vol. 4. 1276 p. — *Khan M. S.* Taxonomic revision of *Euphorbia* in Turkey // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1964. Vol. 25, N 2. P. 71—161. — *Med-Cheklist.* Geneva, 1986. Vol. 3. A critikal inventory of vascular plants of the circum mediterranean countries. 395 p.+CXXIX. — *Radcliffe-Smith A. Euphorbia* L. // Flora of Turkey. Edinburgh: Univ. Press, 1982. Vol. 7. P. 571—630. — *Smith A. R., Tutin T. G. Euphorbia* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1968. Vol. 2. P. 213—226.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 21 XII 1990

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 576.312.32 : 582.572.1

© 1991 г.

А. А. Беляев, Н. Н. Беляева

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ХРОМОСОМ *TRILLIUM CAMSCHATCENSE* (*TRILLIACEAE*)

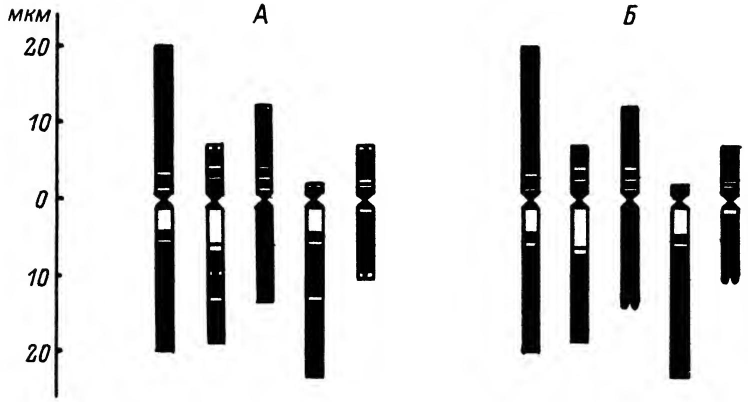
A. A. BELYAYEV, N. N. BELYAYEVA. CITOGENETIC ANALYSIS OF CHROMOSOMES IN *TRILLIUM CAMSCHATCENSE* (*TRILLIACEAE*)

С целью обработки стандартной методики анализа кариотипа проведена дифференциальная окраска хромосом у *Trillium camschatcense* при помощи флуорохромных красителей Н-33258, хромомицина A_3 и под воздействием холода. Результаты сравнивали между собой и с литературными данными по С-окрашиванию. Установлено, что данный вид имеет только АТ-обогащенный гетерохроматин (совпадение Н- и С-исчерченности). Количество сегментов, выявленных при обработке холодом, оказалось меньше, чем при дифференциальной окраске, что говорит о функциональной неоднородности гетерохроматина в геноме. Полученная с помощью этих методов информация о видоспецифичности гетерохроматина может быть использована как один из систематических признаков.

Цитогенетический анализ хромосом эукариот с помощью различных красителей и холодового воздействия используется в биологии достаточно давно (см. сводки: Прокофьева-Бельговская, 1986; Зеленин и др., 1987), что обусловлено относительной простотой методик, их надежностью и воспроизводимостью результатов. Основной объем исследований в данной области выполнен на хромосомах животных, в то время как у растений изучено ограниченное число видов, в основном культивируемых в сельском хозяйстве. Это вызвано рядом особенностей хромосом растений и в первую очередь их сильной конденсацией, что до недавнего времени делало возможным применение в широких кариосистематических исследованиях лишь метода С-окраски красителем Гимза. Однако существует еще ряд доступных и достаточно точных методов дифференциальной окраски, дающих информацию о химическом составе гетерохроматиновых сегментов, что позволяет проводить не только точную идентификацию хромосом, но и выявлять определенные межвидовые различия, а также решать вопросы о происхождении и эволюции видов.

Нами с целью отработки стандартной методики анализа кариотипа произведена дифференциальная окраска хромосом *Trillium camschatcense* Ker.-Gawl. — объекта, «удобного» с цитологической точки зрения ($2n=10$, размеры хромосом 15—30 мкм), а также интересного своим систематическим положением. Исследования проводили на клетках корневой меристемы растений, произрастающих на экспериментальном участке лаборатории биосистематики и цитологии растений Ботанического института АН СССР (Ленинград). Материал после предобработки 0.05 %-ным раствором колхицина фиксировался ацетоалкоголем (3 : 1). Давленые препараты готовили по стандартным методикам с последующим удалением покровного стекла и сушкой на воздухе в течение примерно 48 ч.

Для выявления нуклеотидного состава гетерохроматиновых районов хромосом (ГР) применяли флуорохромы Н-33258, специфичный для АТ-пар нуклеотидов, и хромомицин A_3 — ГЦ-специфичный краситель.



Распределение гетерохроматиновых сегментов в метафазных хромосомах *Trillium camschatcense*. *А* — после окраски Н-33258; *Б* — после обработки холодом.

Окраску Н-33258 вели по следующей методике: маточный раствор красителя концентрацией 0.5 мг/мл разводили до концентрации рабочего — 75 мкг/мл — буфером Зеренсена с $pH=6.8$. Препарат погружали на 10 мин в первый буфер, затем на 15—20 мин в рабочий раствор (в темноте) и на 10 мин во вторую смену буфера, подсушивали и заключали в равную смесь буфера МакИльвейна ($pH=4.2$) с глицерином (Holmquist, 1975).

Хромомицин A_3 использовали с дальнейшим контрастированием препаратов дистамицином А (АТ-специфичным не флуоресцирующим красителем). Рабочий раствор применяли в концентрации 0.5 мг/мл в равной смеси буфера МакИльвейна и дистиллированной воды с добавлением 5 мМ $MgCl_2$. Раствор готовили не менее, чем за месяц до применения. Окраску производили под покровным стеклом при комнатной температуре 1.5 ч, затем покровное стекло смывали проточной водой, и препарат высушивали в темноте в холодильнике. Дистомицин А (концентрация 0.1 мг/мл на буфере МакИльвейна) наносили на окрашенные хромомицином препараты. Контрастирование проводили 10 мин под покровным стеклом в темноте при комнатной температуре, после чего покровное стекло смывали и препарат высушивали не менее 12 ч. Заключающий раствор — буфер МакИльвейна с глицерином. Препараты изучали не раньше, чем через 14 сут после приготовления (Schweizer, 1980).

Препараты просматривали и фотографировали на микроскопе Photomicroscop III. Для красителя Н-33258 возбуждение наблюдается при воздействии света с длиной волны 320—380 нм, максимальный квантовый выход в сине-фиолетовой части спектра ($\lambda_{max}=475$ нм), для хромомицина A_2 возбуждение в сине-фиолетовой части спектра, максимальный квантовый выход — в сине-зеленой.

Еще одним способом получения исчерченности хромосом является воздействие холодом. В нашей работе кончики корней помещали на 72 ч в холодильник при температуре около 0 °С, затем фиксировали в ацетоалкоголе (3 : 1). Давленые препараты готовили по стандартной методике.

Сравнение полученных результатов с уже имеющимися в литературе данными о применении метода дифференциальной окраски по Гимза в отношении хромосом *T. camschatcense* (Гриф и др., 1985) показывает полное совпадение С- и Н-исчерченности, а то время как положительной реакции с ГЦ-специфичным красителем хромомицином A_3 не обнаружено. Известно, что одна молекула Н-33258 — флуорохрома, относящегося к био-бензамидам, локализуется в большой бороздке ДНК, образуя водородные связи с тремя АТ-парами, и именно химический состав ГР является основным условием интенсивной флуоресценции красителя. Таким образом, гетерохроматин вида *T. camschatcense* содержит в основном АТ-пары нуклеотидов.

Сравнивая ГР, выявленные Н-33258 и холодовой обработкой, можно отметить, что при общем сходстве между ними есть и определенные различия (см. рисунок). Так, Н-33258 выявил больший объем гетерохроматина в геноме: у второй и четвертой хромосом впервые отмечены четкие и постоянные ГР на длинных плечах, выявились точечные теломерные сегменты на коротких плечах второй, третьей, четвертой и пятой хромосом. В целом границы ГР более четкие, сами ГР однородные, без точек и узких полос, выявляемых холодом. На наш взгляд, эти различия обусловлены разной природой исчерченности. Применение красителей отражает особенности химического строения хромосом, а длительное воздействие холодом является реакцией хроматина на экспериментальное воздействие экстремальным фактором. Различия, выявляемые с помощью использованных методов цитогенетического анализа, между рисунками распределения сегментов, а также общим объемом гетерохроматина (оцениваемого в работе визуально), свидетельствуют о функциональной неоднородности ГР, что дает дополнительную информацию при кариосистематическом исследовании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гриф В. Г., Черепанов С. К., Валович Е. М., Беляева Н. Н. Биосистематика некоторых видов рода *Trillium* (*Trilliaceae*), произрастающих в СССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1177—1186. — *Зеленин А. В., Полетаев А. И., Степанова Н. Г.* Флуоресцентная цитохимия нуклеиновых кислот. Современное состояние и перспективы: к 35-летию метода // Цитология. 1987. Т. 29, № 12. С. 1323—1336. — *Прокофьева-Бельговская А. А.* Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука, 1986. 432 с. — *Holmquist G.* Hoechst 33258 fluorescent staining of Drosophila chromosomes // Chromosoma. 1975. Vol. 49. P. 333—356. — *Schweiser D.* Simultaneous fluorescent staining of R-band and specific heterochromatic regions (DA-DAPI bands) in human chromosomes // Cytogen. Cell Genet. 1980. Vol. 27. P. 190—193.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 12 XI 1990

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 582.943 : 576.312.35(571.1/5)

© 1991 г.

А. А. Красников, Э. М. Гонтарь, Н. Ю. Селиверстова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ *POLEMONIUM CAERULEUM* (*POLEMONIACEAE*) ИЗ СИБИРИ

A. A. KRASNIKOV, E. M. GONTAR, N. YU. SELIVERSTOVA. SCHROMOSOME NUMBERS IN *POLEMONIUM CAERULEUM* (*POLEMONIACEAE*) FROM SIBERIA

2n=18. Алтайский край: Алтайский р-н, окр. пос. Куяган. 1988, № 17, Гонтарь; окр. пос. Белое, 1987, № 7, Гонтарь. Кош-Агачский р-н, окр. пос. Курай, 1988, № 22. Гонтарь. Онгудайский р-н, Семинский перевал, 1986, № 20, Гонтарь. Турочакский р-н, окр. пос. Верх. Бийск, 1988, № 10, 11, Гонтарь. Усть-Канский р-н, окр. пос. Коргон, 1987, № 25, Гонтарь; окр. пос. Кырлык, 1987, № 29, 30, Гонтарь, Селиверстова. Усть-Коксинский р-н, окр. пос. Михайловка, 1987, № 56, Гонтарь; окр. пос. Чендек, 1989, Гонтарь, Селиверстова; окр. пос. Катанда, 1989, № 13, Гонтарь, Селиверстова. Шебалинский р-н, окр. пос. Дьек-Тиек, 1986, № 11, Гонтарь; окр. пос. Мыюта, 1987, Гонтарь, Селиверстова; окр. пос. Топучая, 1986, № 16, Гонтарь; окр. пос. Черга, № 8, 9, Гонтарь. Красноярский край, Хакасская АО: Боградский р-н, окр. пос. Боград, 1989, № 31, Гонтарь, Селиверстова. Усть-Абаканский р-н, окр. пос. Вершина Биджа, 1989, Гонтарь, Селиверстова. Ширинский р-н, окр. пос. Туим, 1989, № Т15, Т24, Т29, Гонтарь, Селиверстова; окр. пос. Шира, 1989, № С24, С43, С60, Гонтарь, Селиверстова. Новосибирская обл.: Маслянинский р-н, окр. пос. Егорьевское, 1986, № 224, Шауло.

2n=18+1B. Алтайский край: Шебалинский р-н, окр. пос. Улус-Черга, перевал Верхняя Кукуя, 1987, № 21, Гонтарь, Селиверстова.

Определение чисел хромосом проводилось у растений, собранных в природных местообитаниях и на проростках семян репродукции лаборатории лекарственных растений Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР.

Центральный сибирский
ботанический сад
СО АН СССР
Новосибирск

Получено 18 IV 1990

УДК 576.312.35 : 582.682

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

И. Н. Сафонова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PAPAVERACEAE*

I. N. SAFONOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE FAMILY *PAPAVERACEAE*

Argenome grandiflora Sweet, **2n=56.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 11.[1]

A. mexicana L., **2n=28.** Рига, Ботанический сад АН Латвийской ССР, №№ 36, 37.

Chelidonium asiaticum (Hara) Krahulcova, **2n=10.** Владивосток, Ботанический сад ДВНЦ АН СССР, №№ 28, 29.

C. grandiflorum DC., **2n=12.** Бурятская АССР: Закаменский р-н, окр. д. Буртуй, №№ 48, 49; Кяхтинский р-н, окр. д. Ивановки, № 50.

C. laciniatum Mill., **2n=12.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, №№ 30, 31.

C. majus L., **2n=12.** Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, окр. г. Петродворца, № 45; Армянская ССР, окр. Еревана, №№ 46, 47.

Dicranostigma leptopodum (Maxim.) Fedde, **2n=12.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 25—27.

Eschscholtzia lobbii Greene, **2n=12.** Рига, Ботанический сад АН Латвийской ССР, № 34, 35.

* *Glaucium oxylobum* Boiss. et Buhse, **2n=12.** Туркменская ССР, Каракалинский р-н, дорога на Чандырь, № 57, 58.[2]

G. squamigerum* Kar. et Kir., **2n=12. Киргизская ССР, перевал Кара-Буура, № 55, 56, Гудкова.

Hunnemannia fumariifolia Sweet, **2n=56.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 38.

Macleaya cordata (Willd.) R. Br., **2n=20.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 13—15; Москва, Главный Ботанический сад АН СССР, № 16, 17; Рига, Ботанический сад Рижского государственного университета, № 18.

Meconopsis cambrica (L.) Vig., **2n=28.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 43, 44.

Papaver alboroseum Hult., **2n=28.** Ленинградская обл., г. Приозерск, опытная станция БИН АН СССР, № 40, 41.

P. arenarium Bieb., **2n=14.** Дагестанская АССР, г. Махачкала, окр. аэропорта, В. А. Челомбитько.

P. bracteatum Lindl., **2n=14.** Ставропольский край, г. Пятигорск, опытная станция БИН АН СССР, № 42.

P. nudicaule L., **2n=42.** Бурятская АССР, Кяхтинский р-н, остров на реке Чакой, № 51.

P. povoninum Schrenk. **2n=12.** Туркменская ССР, окр. пос. Кара-Кала, № 63; Узбекская ССР, Яккобагский р-н, кишлак Калтокуль, № 64, 65.

P. rhoeas L., **2n=14.** Ленинградская обл., г. Приозерск, опытная станция БИН АН СССР, Лукс; Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 10.

Roemeria dodecandra (Forssk.) Stapf, **2n=24.** Туркменская ССР, Красноводский р-н, окр. Красноводска, № 59, 60.

---

[1] Все гербарные образцы хранятся в лаборатории биосистематики и цитологии БИН АН СССР. За исключением 3 отмеченных случаев, образцы собраны автором статьи.

[2] Звездочкой отмечены виды, числа хромосом которых впервые определены для территории СССР.

R. hybrida (L.) DC., **2n=24.** Армянская ССР, Ботанический сад Ботанического института Армянской ССР, № 7—9; Туркменская ССР, Ашхабадский р-н, окр. пос. Фирюза, № 61, 62.

R. refracta DC., **2n=14.** Армянская ССР, Ботанический сад Ботанического института АН Армянской ССР, № 1—3; Туркменская ССР, Копетдагский заповедник, кардон Шерловка, № 12, 21; Узбекская ССР, Яккобагский р-н, кишлак Калтокуль, № 4—6.

Romneya caulteri Harv., **2n=38.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 39.

Sanguinaria canadensis L., **2n=18.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 22.

Stylophorum diphyllum (Michx.) Nutt., **2n=20.** Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР, № 23, 24.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 16 IV 1990

УДК 511.1 : 576.312.38/38 : 582.675 (571.1/5)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

Н. В. Фризен

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE* ИЗ СИБИРИ

N. V. FRIESEN. CHROMOSOME NUMBERS IN MEMBERS OF THE *RANUNCULACEAE* FAMILY FROM SIBERIA

Все перечисленные ниже гербарные образцы хранятся в Гербарии им. М. Г. Попова Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР, г. Новосибирск (NS).

Aconitum barbatum Pers., **2n=16.** Бурятская АССР: Тункинский р-н, Джидинское нагорье, среднее течение р. Харагун, 1986.[1] Иркутская обл.: Слюдянский р-н, р. Иркут, урочище Столбак, 1986; Слюдянский р-н, оз. Байкал, Старобайкальская ж. д., 17 км от пос. Култук, 1986.

A. baicalense Turcz. ex Rapaicz, **2n=32.** Иркутская обл.: оз. Байкал, Старобайкальская ж. д., низовье р. Половинной, 1986. Бурятская АССР: хр. Хамар-Дабан, верховье р. Мысовая, 1987.

A. decipiens Worosch. et Anfalov, **2n=16.** Горно-Алтайская АО: Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, р. Сайлюгем, 1985, № 1988; хр. Южно-Чуйский, верховье р. Елангаш, 1985, № 1967. Тувинская АССР: Эрзинский р-н, нагорье Сенгилен, верховье р. Нарын, 1989; Овюрский р-н, хр. Цаган-Шибету, верховье р. Барлык, 1989.

A. glandulosum Rapaicz, **2n=32.** Бурятская АССР: Окинский р-н, хр. Китойский, окр. пос. Зун-Холба, 1986, № 1362; Закаменский р-н, хр. Хангарульский, верховье р. Оронгодой, 1987. Тувинская АССР: Эрзинский р-н, нагорье Сенгилен, перевал в 15 км западнее р. Качик, 1989; Овюрский р-н, хр. Западный Танну-Ола, окр. пос. Саглы, 1989. Горно-Алтайская АО: Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, перевал Бугузун, 1989; хр. Южно-Чуйский, верховье р. Елангаш, 1985.

A. leucostomum Worosch., **2n=16.** Горно-Алтайская АО: Шебалинский р-н, перевал Семинский, 1988. Тувинская АССР: Эрзинский р-н, нагорье Сенгилен, перевал в 15 км западнее р. Качик, 1989.

---

[1] Образцы, для которых не указан коллектор, собраны автором.

A. rubicundum Fischer, **2n=16.** Бурятская АССР: Северобайкальский р-н, хр. Байкальский, среднее течение р. Мужинай, 1988; Баргузинский р-н, оз. Байкал, п-ов Святой Нос, верховье р. Буртуй, 1987, Фризен, Аксёнов; Закаменский р-н, хр. Хангарульский, верховье р. Оронгодой, 1987; Кяхтинский р-н, хр. Малханский, с. Тамир, руч. Хлебный, 1987.

Actaea erythrocarpa Fisch., **2n=16.** Якутская АССР: Кобяйский р-н, окр. пос. Сангар, 1985, Никифорова; Читинская обл.: Каларский р-н, Чарская котловина, низовье р. Нижний Сакукан, 1988 г.

A. spicata L. **2n=16.** Новосибирская обл.: Тогучинский р-н, окр. пос. Которово, 1986 г., Лащинский.

Aquilegia parviflora Ledeb., **2n=14.** Якутская АССР: Алданский р-н, р. Амга, окр. пос. Верхняя Амга, 1982, Большаков, Власова.

A. sibirica Lam., **2n=14.** Бурятская АССР: Тункинский р-н, Джидинское нагорье, среднее течение р. Халагун, 1986.

Callianthemum isopyroides (DC.) Witasek, **2n=16.** Бурятская АССР: Северобайкальский р-н, хр. Байкальский, верховье р. Мужинай, 1988, Фризен.

C. sajanense (Regel) Witasek, **2n=16.** Бурятская АССР: Тункинский р-н, хр. Мунку-Сардык, левый исток р. Белый Иркут, 1983; Закаменский р-н, хр. Хангарульский, исток р. Оронгодой, 1987.

Cimicifuga foetida L., **2n=16.** Бурятская АССР: Закаменский р-н, р. Хамней, окр. с. Буртуй, 1987; Тункинский р-н, хр. Тункинский, верховье р. Хубуты, 1986.

Delphinium barlykense Lomonosova et Khan., **2n=16.** Тувинская АССР: Овюрский р-н, хр. Цаган-Шибету, верховье р. Барлык, 1989.

D. cheilanthum Fisch., **2n=16.** Бурятская АССР: Еравнинский р-н, р. Витим, окр. пос. Романовка, 1987.

D. crassifolium Schrad. ex Spreng., **2n=16.** Бурятская АССР; Тункинский р-н, хр. Мунку-Сардык, р. Белый Иркут близ устья, 1986. Тувинская АССР: Эрзинский р-н, нагорье Сенгилен, верховье р. Нарын, 1989; перевал в 15 км западнее р. Качик, 1989.

D. elatum L., **2n=32.** Бурятская АССР: Северобайкальский р-н, хр. Байкальский, среднее течение р. Мужинай, 1988; Кабанский р-н, хр. Хамар-Дабан, верховье р. Мысовая, 1987.

D. grandiflorum L., **2n=16.** Бурятская АССР: Селенгинский р-н, р. Темник, окр. пос. Таежный, 1987. Иркутская обл.: Ольхонский р-н, Маломорское побережье оз. Байкал, мыс Зундук, 1986.

D. inconspicuum Serg., **2n=16.** Тувинская АССР; Овюрский р-н, окр. пос. Саглы, 1989.

D. malyschevii Friesen, **2n=16.** Бурятская АССР; Окинский р-н, хр. Китойский, истоки р. Горлык-Гол, 1986; окр. пос. Зун-Холба, 1986.

D. sajanense Jurtzev, **2n=16.** Бурятская АССР: Тункинский р-н, хр. Тункинский, верховье р. Хубуты, 1986.

Hegemone lilacina (Bunge) Bunge, **2n=16.** Горно-Алтайская АО: Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хр., верховье р. Елангаш, 1985.

Leptopyrum fumarioides (L.) Reichenb., **2n=14.** Якутская АССР: Орджоникидзевский р-н, окр. пос. Качикатцы, 1982, № 4430, Власова, Большаков.

Paraquilegia microphylla (Royle) J. Drumm. et Hutch., **2n=14.** Бурятская АССР: Тункинский р-н, хр. Мунку-Сардык, р. Белый Иркут, 1986, № 1253; Окинский р-н, хр. Китойский, пос. Зун-Холба, 1986, № 1925, Малышев.

Thacla natans (Pall. ex Georgi) Deyl et Sojak, **2n=32.** Бурятская АССР: Кяхтинский р-н, р. Кудара, окр. дер. Ивановка, 1987, № 466. Читинская обл.: Каларский р-н, р. Чара, урочище Горячий Ключ, 1988.

Thalictrum alpinum L., **2n=14.** Бурятская АССР: Закаменский р-н, хр. Хангарульский, исток р. Оронгодой, 1987.

Th. foetidum L., **2n=14.** Якутская АССР: Кобяйский р-н, окр. пос. Сангар, 1985, Рыбинская. Бурятская АССР: Селенгинский р-н, хр. Малый Хамар-Дабан, пос. Бараты, 1987. Иркутская обл.: Ольхонский р-н, Маломорское побережье оз. Байкал, мыс Зундук, 1986. Горно-Алтайская АО: Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, р. Сайлюгем, 1985. Новосибирская обл.: Тогучинский р-н, окр. пос. Мирный, 1985; Новосибирск, Академгородок, р. Зырянка, 1987. Бурятская АССР: Кяхтинский р-н, Малханский хр., окр. с. Тамир, руч. Хлебный, 1987.

Th. minus L., **2n=42.** Иркутская обл.: Ольховский р-н, Приморский хр., г. Трехголовый голец, 1986, № 1101.

Th. simplex L., **2n=56.** Бурятская АССР: Селенгинский р-н, хр. Малый Хамар-Дабан, пос. Бараты, 1987, № 1933.

Th. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Mey., **2n=14.** Бурятская АССР: Северобайкальский р-н, хр, Северо-Муйский, верховье р. Ангаракан, в 10 км выше пос. Тоннельный, 1988.

Trollius altacus C. A. Mey., **2n=16.** Алтайский край: Чарышский р-н, хр. Коргонский, истоки р. Сентелек, 1984; Горно-Алтайская АО: Улаганский р-н, хр. Айгулакский, 20 км от пос. Акташ, 1988.

T. asiaticus L., **2n=16.** Горно-Алтайская АО: Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, верховье р. Сайлюгем, 1985. Новосибирская обл.: Тогучинский р-н, окр. пос. Мирный, 1985; Новосибирск, Академгородок, р. Зырянка, 1987. Бурятская АССР: Кяхтинский р-н, Малханский хр., окр. с. Тамир, руч. Хлебный, 1987.

T. ircuticus Sipl., **2n=16.** Бурятская АССР: Прибайкальский р-н, Котокельское озеро, 1987; Баргузинский р-н, оз. Байкал, Чивыркуйский залив, дер. Катунь, 1987; Окинский р-н, хр. Китойский, верховье р. Саган-Сайр, 1986. Иркутская обл.: Слюдянский р-н, оз. Байкал, низовье р. Половинной, 1986; Слюдянский р-н, оз. Байкал, устье р. Хара-Мурин, 1987; Иркутский р-н, оз. Байкал, р. Голоустная, 1986.

T. sajanensis (Malysch.) Sipl., **2n=16.** Бурятская АССР: Окинский р-н, хр. Китойский, пос. Зун-Холба, 1986; Закаменский р-н, хр. Хангарульский, верховье р. Оронгодой, 1987.

**Центральный сибирский
ботанический сад
Новосибирск**

Получено 1 III 1990

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:581.1

© 1991 г.

В. Д. Рощина, В. В. Рощина. Выделительная функция высших растений. — М.: Наука, 1989. 212 с.

G. V. PORUTSKY. *V. D. ROSHCHINA, V. V. ROSHCHINA*. THE SECRETORY FUNCTION OF HYGNER PLANTS. 1989

Очерки по анатомии, морфологии и физиологии выделительной деятельности высших растений представляют итог работы, проведенной авторами в течение 20 лет (1969—1989). По этому вопросу в ботанической литературе почти нет обобщающих работ, а между тем необходимость такой сводки давно назрела. Книга В. Д. Рощиной и В. В. Рощиной восполняет этот пробел. Описаны выделительные структуры, химическая природа и биохимические пути синтеза растительных экскретов, определена их роль в общей системе регуляции растений. Суммарные определения особенностей секреторной функции, приведенные авторами на клеточном, тканевом и организменном уровнях у представителей различных семейств растений, стоящих на разных ступенях эволюционной системы и отличающихся друг от друга по степени дифференцировки, сложности строения и физиологических отправлений, представляют большой интерес для эволюционной физиологии и морфологии растений.

Изучение химической природы компонентов растительных выделений стимулировало развитие нового раздела ботаники и экологии — химической биоценологии. Вместо этого раздела, прочно вошедшего в науку, авторы вводят малоизвестный термин „аллелохимия", словно воскрешая давно устаревшее понятие аллелопатии (с. 98). Следует также пожалеть, что авторы ни в тексте, ни в списке литературы не упоминают работ Н. Г. Холодного по воздушным витаминам, оказавших большое влияние на развитие химической биоценологии.

Монография состоит из введения, 7 глав и заключения. Главы и разделы, особенно те, в которых изложены исследования авторов, завершаются обобщениями и критическим анализом литературы. В кратком введении авторы датируют историю изучения секреторной функции растений, начиная с работ Б. П. Токина (1930) и А. Фрей-Висслинга (1935), приводят классификацию процессов выделения и терминологию. К сожалению, авторы не анализируют историю развития представлений о выделительной функции растений различных физиологических и экологических групп в эволюционном аспекте в додарвиновский период (Н. Грю, Линней, Кельрейтер, Шпренгель), в период становления идей эволюционной физиологии (Гильденбранд, Тимирязев, Бонье) и в последарвиновский период (Нелюбов, Гарвей, Молиш и др.).

В главе 1 «Клеточные аспекты выделительной деятельности растений» приведены важнейшие классы вторичных растительных метаболитов, их биохимическое происхождение и количество известных химических структур, пути внутриклеточного транспорта белков (кленовые, тыквенные), секреции в свободное пространство клетки, секреции в вакуоль (ивовые), специализированные клетки — идиобласты (рутовые, бобовые), цистолитоподобные структуры (тыквенные, тутовые) и др. «Внутренняя секреция, — отмечают авторы, — эволюционно обусловленный путь удаления избытка метаболитов, не являющихся необходимыми для функционирования протоплазмы» (с. 18). Следует отметить, что компартментация вторичных метаболитов (табл. 1, с. 9) проведена независимо от морфологических и химических особенностей растений, стоящих на разных ступенях эволюционной системы. Преодолеть этот недостаток можно только с помощью модели выделительных структур и метаболитов моделируемых таксонов (Fleek, 1987).

В главах «Внутритканевая секреция» (гл. 2) и «Внешняя секреция» (гл. 3) авторы используют сравнительно-онтогенетический, сравнительно-филогенетический, сравнительно-экологический и другие методы, связывая их с физиологией и экологией (гл. 2), систематикой и филогенией (гл. 3). Материал изложен сжато, но достаточно информативно. Это касается как внутренних газов и экскретов (углекислый газ, этилен, млечный сок, камеди), так и внешней секреции (гуттации, секреции нектара, эфирных масел, смол, алкалоидов, фенолов, аминов и др.). В эту главу следовало бы включить раздел «Секреция серусодержащих соединений». Авторами учтены современные тенденции изучения анатомии и физиологии выделительных структур (гидатод, нектарников, идиобластов, железистых волосков, смоляных желез и др.), связанные с исследованием химической природы, биохимического и экологического механизма синтеза растительных экскретов. Может быть, при описании гуттации следовало бы сослаться на работу Н. Г. Холодного «Из наблюдений ботаника-физиолога в природе» (1957).

Высокое содержание эфирных масел установлено для железистых волосков губоцветных и сложноцветных, осмофоров орхидных, причем присутствие изопреновых спиртов или терпенофенолов является родовым признаком для родов *Mentha, Rosa, Cannabis* и др. У пасленовых описаны специфические для рода и даже вида связи с химической природой алкалоидов: никотина, норникотина, анабазина и др. Летучие терпены преобладают в железистых волосках лилейных, чешуйках лавровых, глюкозиды специфической структуры характерны для ивовых, ацетилхолины — для орхидных и т. д. «Не раз делались попытки, — подчеркивают авторы, — связать анатомо-морфологические особенности секреторных структур с систематическим положением растений (Seaman, 1982). Имеющиеся сведения позволяют выделить определенные закономерности, хотя мы ни в коей мере не считаем их абсолютными» (с. 83). Более определенно высказывается по этому вопросу A. Fleek (1987). Он полагает, что прогресс аналитической химии растительных экскретов, газо-хроматографических, масс-спектрометрических и других методов исследования делает эту тенденцию «необратимой». Так, например, трубкоцветные (пасленовые, норичниковые и др.) содержат кетон-Δ^4-саланиденон-3, который трансформируется в алкалоиды, глюкозиды, аглюконы и другие вторичные метаболиты, специфические для каждого семейства; спайнотычинковые (тыквенные, сложноцветные) — в ароматические оксикарбоновые и диоксикарбоновые кислоты и т. д., что дает возможность построить таблицы компартментации вторичных метаболитов по систематическому признаку.

Глава 4 «Газосекреция» представляет особый интерес. После обзора обширной литературы авторы приводят результаты своих многолетних исследований, которые позволяют им дать новую трактовку этого вопроса с точки зрения физиологии онтогенеза. В этой главе уделяется большое внимание летучим выделениям как сложным комплексам веществ: алкиленов, углеводородов с сопряженными связями, альдегидов и кетонов, спиртов и других соединений. Наиболее интенсивной выделительной деятельностью отличаются розоцветные, бобовые, сапиндовые, рутовые, сумаховые, крестоцветные и другие, т. е. растения наиболее специализированные, типично насекомоопыляемые, имеющие нектарники. Анемофильные растения (ильмовые, злаки) выделяли значительно меньше летучих органических веществ, за исключением ивовых, которые имеют нектарники и, очевидно, представляют особый ствол развития, не связанный с другими цветковыми растениями (Гроссгейм, 1945). Такой же вывод можно сделать и из работ других исследователей (Санадзе, 1961; Скворцов, 1961). Между интенсивностью выделения летучих и жидких органических веществ у различных видов растений существует определенная зависимость. Наиболее активно продуцируют летучие вещества представители семейств, выделяющих сравнительно меньше нектара. Следовательно, можно думать, что выделение летучих веществ как бы компенсирует недостаток нектара.

Летучие ароматические вещества задерживают лучистую теплоту, препятствуют излишнему охлаждению генеративных органов, что благоприятствует процессам опыления. Летучие выделения могут оказывать на растения других видов положительное или отрицательное влияние, что рассматривается авторами в свете фитоценологических представлений. Разграничение положительных и отрицательных химических связей между слагающими фитоценоз компонентами приводит, по мнению авторов, к значительным затруднениям, «когда не одно соединение, а несколько или много действуют на один и тот же биотест. Это ключевой вопрос взаимодействия организмов в системах растение—животное и растение—растение в биоценозах» (с. 105). Эти филогенетически наиболее древние виды взаимодействия благодаря влиянию естественного отбора постепенно эволюционировали и из них выработались другие, более современные, виды химического взаимодействия: эволюция фитонцидного феномена, по Б. П. Токину, авмовитамины, по Н. Г. Холодному.

Главы 5 и 6 посвящены вымыванию и выделению веществ при экстремальных воздействиях. Мишенью действия любого экстремального фактора являются клеточные мембраны, а на молекулярном уровне — составляющие их комплексы белков и липидов. Химическая природа и количество «стрессовых метаболитов» (этилена, соединений алифатического ряда, спиртов, альдегидов, алкалоидов и др.) характеризуются авторами с возможной полнотой в различных аспектах (онтогенетическом, экологическом) и иллюстрируются большим и разнообразным материалом. Нам представляется, однако, что авторы односторонне освещают и оценивают влияние экологических факторов (температуры, освещения, анаэробиоза и др.) на химическую природу стрессовых метаболитов. Во-первых, «состав секрета определяется не столько средой обитания, сколько таксономическим положением растений» (с. 46). Во-вторых, отчетливо проявляется зависимость химизма стрессовых метаболитов от генотипа (Молотковский, 1968; Fleek, 1987). Создается впечатление, что авторы искусственно отмежевываются от генетических аспектов выделительной деятельности растений, синтеза метаболитов «под контролем генома» (с. 147). Может быть, в главе 5 «Вымывание» следовало бы сослаться на работу Н. Г. Холодного (1957) об «истекании» зерна?

Глава 7 «Биологические эффекты растительных выделений» посвящена действию этих веществ на прорастание пыльцы, семян, деление и элонгацию клеток, метаболические процессы и энергетические реакции. Кратко описаны возможности и перспективы использования растительных экскретов как стимуляторов, ингибиторов и фитонцидов. Термин «фитонциды» пишут авторы: «используют для обозначения растительных выделений антимикробного действия» (с. 167). Это утверждение следует уточнить. Фитонцидными называются вещества, выделяемые поврежденными клетками, обладающие протистоцидным, фунгицидным или бактерицидным эффектом. По данным Fleek (1987), фитонцидным эффектом обладают выделения поврежденных тканей всех высших растений. Исходя из этого, «стрессовые метаболиты» — синоним термина «фитонциды», и его применение только усложняет терминологию.

В заключение даны схемы специализированных секреторных систем и растительных выделений, которые сложились в процессе эволюции. «Эти сведения, — подчеркивают авторы, — могут быть полезными для ботанической науки — хемосистематики, которая использует знания химического состава растительных экскретов как дополнительный системный признак» (с. 173). Установленные авторами закономерности выступали бы значительно более выпукло, если бы авторы расположили исследованные ими виды растений по определенной системе, например, по системе А. А. Гроссгейма. Это увеличило бы сравнимость полученных результатов с данными других исследователей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Сов. ботаника. 1945. Вып. 13. С. 3—27. — *Молотковский Г. Х.* Полярность развития и физиологическая генетика растений. Черновцы: Изд-во Черновицкого гос. ун-та, 1968. С. 64—78. — *Санадзе Г. А.* Выделение растениями летучих органических веществ. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 1961. 92 с. — *Скворцов С. С.* Динамика выделения летучих веществ некоторых древесных растений // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 1. С. 51—60. — *Холодный Н. Г.* Избранные труды. Киев: Изд-во АН УССР, 1957. Т. 3. 369 с. — *Fleek A.* Advances in Phytochemistry. New York: Intersc. Publ., 1987. — *Seaman F.* Sesquiterene lactones as taxonomic characters in the *Asteraceae* // Bot. Rev. 1982. Vol. 48, N 2. P. 121—595.

Г. В. Поруцкий.

Институт нефтехимии
Киев

Получено 18 IV 1990

УДК 019.941:002.01:581.9

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

В. А. Мартыненко. Флористический состав кормовых угодий европейского Северо-Востока. — Л.: Наука, 1989. 134 с. Т. 600. Ц. 1 р. 90 к.

B. M. MIRKIN, N. M. MUST. *V. A. MARTYNENKO*. THE FLORISTIC COMPOSITION OF THE NATURAL GRASSLANDS OF THE NORTH-EAST OF EUROPE. 1989

Важность изучения флористического состава лугов автор обосновывает неразработанностью системы их охраны, так как вторичные по своей природе эти сообщества не могут заповедоваться, и потому исследование закономерностей пространственной и сукцессионной динамики флористического состава луговых сообществ открывает возможности более продуманной системы организации мониторинга, оценки системы использования, прогноза возможных изменений и т. д. С такой постановкой вопроса можно согласиться, но лишь отчасти, так как все эти задачи должны решаться не столько на уровне флоры, сколько на уровне растительности. Целиком сделать работу флористической автору не удалось, и она постоянно говорит о фитоценотических признаках: доминировании видов, пространственных мозаиках и т. д. У читателя возникает какое-то странное впечатление боязни автором открытого обсуждения фитоценотических проблем и в первую очередь — классификационных. Увы, это ухудшает общее впечатление от богатой по исходному материалу и интересно задуманной книги.

Глава 1 «Природно-климатические условия таежной зоны европейского Северо-Востока СССР». Мы узнаем, что автором был изучен квадрат растительности с простиранием с севера на юг и с запада на восток примерно на 500 км. Кратко рассматриваются рельеф, геология, почвы, климат и растительность района. Наиболее экологически значимыми являются широтные изменения климата. Для северной части района среднегодовая температура составляет —2.2 °C, для южной — 0.3 °C, а гидротермический коэффициент, соответственно, 1.3—2.0 и 1.5—1.8. Коренная растительность представлена различными ассоциациями ельников (в северной части — долгомошных и сфагновых, в южной — чернично-зеленомошных).

Глава 2 «Флора таежной зоны Северо-Востока европейской части СССР и отдельных ее районов». Общее флористическое богатство района составляет 880 видов из 97 семейств. Спектр флоры типично северный с преобладанием представителей семейств *Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae* и при понижении роли видов теплолюбивого сем. *Fabaceae.* Вариация флоры по территории тем не менее незначительна, и конкретные флоры, служившие основным объектом исследований, включают 411—522 вида. По характеру географических групп видов преобладают бореальные и с обширным долготным простиранием (циркумполярные и евразиатские), что в целом характерно для синантропной растительности. Не оригинален и биоморфологический спектр, который также соответствует представлениям о лугах лесной зоны.

Описания флоры пойменных (глава 3 «Флористический состав пойменных лугов») и суходольных лугов (глава 6 «Суходольные луга водоразделов Вычегды, Сысолы и Лузы») не только оторваны друг от друга, что не вполне удачно, так как отражает «фитотопологические барьеры» понимания вариантов луговой растительности, но и разделы двумя главами, где более подробно описаны различные аспекты анализа флоры пойменных лугов (глава 4 «Изменение ценотической значимости видов луговых растений в пределах таежной зоны», глава 5 «Синатропизация флористического состава пойменных лугов»). Это не вполне удачная структура и потому мы рассмотрим содержание глав 3 и 6. В них «классификационная боязнь» Мартыненко дает свои негативные результаты. Приводимые картограммы ключевых участков (рис. 3, 4, 5) сопровождаются легендами с выделами, которые могут удовлетворить разве что землеустроителей, — это болотно-осоковые влажные крупнозлаковые низкого уровня, сухие злаково-разнотравные, свежие злаково-разнотравные и прочие луга. Что касается сопоставительного анализа 10-ти конкретных флор, которые включают в основном те же оценки, что и при общем анализе флоры, то он выполнен корректно и в соответствии с установившимися традициями. Добавляются к использованным в главе 2 спектры эколого-ценотических групп и коэффициенты общности конкретных флор. При рассмотрении суходольных лугов аналогично проанализировано еще 6 конкретных флор и приведены данные по регрессивным сукцессиям суходольных лугов, которые ведут к господству типичных мелких злаков лесной зоны: *Anthoxanthum odoratum, Agrostis tenuis* и др.

Автор анализирует встречаемость и частоту доминирования основного ядра видов, слагающих луговые сообщества в 6-ти ключевых участках пойм (Луза, Вычегда, Северная Двина, Мезень, Кожва и Усть-Цильма). Эти данные интересны, но если бы они были отнесены не к географическим районам, а к конкретным фитоценотическим категориям (пусть даже доминантной системы), то они дали бы более ценную информацию. В данном случае на встречаемость влияет не только ценотическая активность вида, но и представленность экотопов, где он может произрастать, наконец, сама репрезентативность отбора мест геоботанических описаний. В этой же главе приводятся итоги стационарного изучения видового состава пойменных лугов (за 3 года) и суходольных лугов (за 6 лет), но даны только первая и последняя оценки, и кроме того, возможность использования данных снижается все тем же отсутствием синтаксономического адреса тех сообществ, которые были предметом исследований.

Оценку синантропизации Мартыненко провела по долевому участию во флоре сообществ синантропных видов (Аврамчук, Горчаковский, 1980), хотя автор и понимает односторонний характер таких оценок: «Почти половина синантропных видов присутствует на пробных площадках по одному—несколько экземпляров и не оказывает влияния на состав лугового травостоя. Низкая встречаемость (не более 3 %) характерна в обеих подзонах тайги для *Urtica dioica, Chenopodium album, Stellaria media, Barbarea stricta*» (с. 73).

Наибольшую роль в синантропизации изученных лугов играют *Deschampsia cespitosa, Rumex acetosella, Potentilla anserina, Chaerophyllum prescottii, Plantago major, Cirsium setosum, Crepis tectorum, Leontodon autumnalis.*

Глава 7 «Редкие виды естественных лугов» содержит сведения о видах, границы ареалов которых проходят через район исследования (таких видов выявлено 80), а также карты ареалов и новые местонахождения 17 видов (в том числе *Potentilla erecta, Hieracium caespitosum, Polemonium acutiflorum, Agrostis canina, Geranium albiflorum, Ophioglossum vulgatum*).

Глава 8 «Хозяйственная оценка видового состава растений кормовых угодий» в основном геоботаническая. Ее наиболее ценная часть — таблица с характеристикой средней урожайности и ботанического состава 30 пробных площадок. Поскольку для каждой пробной площадки удачно подобрано по 5 наиболее информативных видов, то несмотря на уже отмеченные неинформативные названия типов, эти данные легко ассоциируются с определенными синтаксонами луговой растительности лесной зоны. Наиболее типичные доминанты этих лугов: *Agrostis gigantea, Alopecurus platensis, Bromopsis inermis, Festuca rubra, Phalaroides arundinaceae, Poa pratensis, Trifolium repens, T. pratense.*

В «Заключении» кратко резюмированы основные положения книги, в «Приложениях» приведен полный список видов лугов региона с указанием их распространения по районам и принадлежности к широтным, меридиональным и эколого-ценотическим группам.

Несмотря на отмеченные недостатки, общая оценка книги — положительная.

Б. М. Миркин, Н. М. Муст.

Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 29 V 1990

УДК 019.941:002.01:581.43

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 6

В. Н. Дохунаев. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1988. 176 с. Т. 500. Ц. 1 р. 70 к.

V. T. YARMISHKO. *V. N. DOKHUNAYEV.* THE ROOT SYSTEM OF PLANTS IN FROZEN SOILS OF YAKUTIA. 1988

Изучение подземных органов растений столь же необходимо, как и надземных, так как только всестороннее знание их морфоструктур и выполняемых ими функций дает возможность разрабатывать методы наиболее рационального использования этих растений как в естественных условиях, так и при их культивировании. Рецензируемая книга посвящена исследованию корневых систем растений в Якутии. Автором в течение 40 лет накапливались данные о корневых системах деревьев, кустарников и кустарничков, травянистых многолетних растений. Весьма широкий охват видов различных групп растений диктовался острой необходимостью познания общих закономерностей роста и развития корневых систем на мерзлотных почвах.

Монография состоит из «Предисловия», 4-х глав, «Заключения», списка русских и латинских названий растений, упоминающися в тексте, списка литературы и оглавления; содержит 21 таблицу и 24 рисунка.

В «Предисловии» (с. 3—4) отмечается, что растущие потребности народного хозяйства в природных ресурсах Севера выдвигают задачи широкого использования растительных ресурсов криолитозоны, в том числе в Якутии. Сложное сочетание почвенно-климатических условий региона создает много «уязвимых точек» для жизни растений. В раскрытии природы жизнедеятельности растений в условиях экстраконтинентальной мерзлоты области (имеется в виду сверхконтинентальность климата) особое место принадлежит изучению их корневых систем, развивающихся непосредственно в мерзлотных почвах. Несмотря на широкое распространение вечной мерзлоты на территории нашей страны, корневые системы растений в условиях холодных почв продолжают оставаться весьма слабо изученными. Необходимо отметить, что в имеющихся работах по размещению и формированию корневых систем в почвах основное внимание, как правило, придавалось низким температурам, как главному фактору, препятствующему нормальному развитию корней.

В. Н. Дохунаев совершенно справедливо полагает, что для своеобразных условий Якутии подобный односторонний подход не правомерен. Взаимоотношения между средой и растением гораздо сложнее и глубже. Поэтому автором и была поставлена задача исследования влияния на размещение и развитие корневых систем дикорастущих и культурных растений всего комплекса экологических факторов, характерных для природы Якутии.

Глава 1 (с. 5—17) «Развитие представлений о корневой системе растений в районах с многолетней мерзлотой» состоит из 3-х разделов. В 1-м («Корневые системы деревьев, кустарничков и кустарников», с. 5—11) приводится анализ литературных данных о распределении и развитии корневой системы у древесных растений и кустарничков в условиях многолетней мерзлоты. При этом автор приходит к выводу, что для области вечной мерзлоты мало сведений о предельной температуре, при которой идет рост корней древесных пород. Имеются высказывания ряда исследователей о холодостойкости лиственницы — без указания точных данных о начальной температуре роста корней; в отношении кустарников и кустарничков в литературе имеются лишь данные о формировании у них в условиях многолетней мерзлоты только поверхностной корневой системы, проникающей, как правило, не глубже 20—25 см.

В разделе «Корневая система травянистых растений» (с. 12—15) анализируются результаты исследований по этим вопросам. Дохунаев правильно подчеркивает, что авторами, работающими в различных районах Севера, получены трудносравнимые материалы о проникновении корней в почву и о подземной фитомассе. Нет данных о соотношении надземной и подземной фитомасс, о типе почв, режиме увлажнения и содержании питательных веществ.

В последнем разделе «Место, условия и методика исследований» (с. 15—17) кратко охарактеризованы почвенно-экологические условия районов исследования, методы, с помощью которых решались поставленные задачи.

Глава 2 «Корневая система древесных пород» (с. 18—73) включает 2 основных раздела: «Лиственница даурская» и «Корневые системы сосны, березы и ели». В этой главе автор монографии убедительно показал, что из четырех преобладающих видов древесных растений Якутии наиболее универсальной и пластичной корневой системой обладает лиственница. Даже при близком залегании мерзлоты и постоянном нарастании мохового покрова она независимо от возраста может образовывать придаточные корни до восьми и более «этажей». Увлажнение и засоление почв Якутии, их физико-химические особенности часто играют ведущую роль в развитии корневых систем и самих растений, отодвигая на второй план влияние температурного фактора. Это вывод противоречит мнению В. П. Дадыкина (1948, 1950, 1952) — ведущего специалиста в области изучения корней растений в северных регионах страны — о том, что корневая система деревьев не проникает глубже 23—25 см, а кустарников — 15—25 см; он это объяснил приспособленностью корней растений к верхним прогреваемым слоям почвы.

В противовес этим данным многолетние исследования автора рецензируемой работы показали, что *Larix dahurica* Turz. et Trautv., *Pinus sylvestris* L., *Betula platyphylla* Sukacz. и *Picea obovata* Lebed. является растениями с глубокой корневой системой. Автор убедительно вскрыл причины поверхностного расположения корней. На севере Якутии ими являются, в частности, малый деятельный слой почвы, но и в этом случае температура ее не оказывает решающего влияния на корневые системы. Углублению корней особенно мешают засоление, заболачивание (недостаточная аэрация), оглеение, оподзоленность и прочее.

Дохунаев впервые в условиях мерзлотных почв установил типы корневых систем деревьев, выявил особенности развития скелетных и стержневых корней, объемы и площади их питания, расположения сосущих корней в почвенной толще. Представляется весьма важным заключение автора о том, что ограничивающим фактором распространения лиственницы в высоких широтах является не столько условия надземной среды, сколько особенности почвенного «климата». Следовательно, успешное продвижение растений на север может обеспечиваться в первую очередь за счет мероприятий по улучшению физико-химических, гидротермических свойств и минерального питания почв.

Известные данные получены также по корневой системе наиболее распространенных в Якутии видов кустарников в естественных условиях и культурценозах. Эти сведения изложены в главе 3 «Корневые системы кустарников и кустарничков» (с. 74—100), состоящей из 2 разделов («Кустарники», «Корневые системы кустарников и кустарничков в субарктике»). Выявлено, что кустарники, также как и древесные растения, имеют глубокопроникающую в почву корневую систему. Так например, наиболее распространенные кустарники Якутии (*Rosa acicularis* Lindl., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pousar, *Salix bebbiana* Sarg., *Ribes nigrum* L., *Betula fruticosa* Pall. и др.) обладают более или менее глубокой корневой системой, пронизывающей почвенные горизонты до 1—1.5 м. Интродукция 19 видов кустарников из различных регионов страны показала, что на незасоленной лугово-черноземной почве в первые 5—8 лет жизни они углубляют корни на 0.5—1.0 м и более.

Глава 4 «Корневые системы многолетних травянистых растений» (с. 101—154) состоит из 4-х разделов: «Многолетние травы в естественных ценозах», «Многолетние травы в агрофитоценозах», «Вопросы водного обмена», «Некоторые аспекты исследования корневых систем растений». Изучив более 200 видов многолетних трав, автор монографии показал, что им свойственны такие же закономерности, как деревьям и кустарникам. Он выявил основные закономерности развития корней у разных сортов и форм растений. Автор обоснованно возражает Дадыкину и другим исследователям, отмечая, что нельзя тот или иной вид или жизненную форму жестко относить к поверхностному или глубокопроникающему типу корневой системы.

В «Заключении» (с. 155—157) автор в сжатой форме подводит итог своих многолетних исследований. Он подчеркивает: «Ризология Севера находится в своей начальной стадии. Мы убедились, что без изучения подземной сферы нельзя разрабатывать правильную технологию возделывания культур, направленную на получение запрограммированного урожая и установление закономерностей интродукции растений. Самое пристальное внимание должно обращаться на изучение всех факторов, формирующих активно работающую корневую систему в мерзлотных почвах» (с. 156—157).

Монография завершается списком литературы, содержащим 366 наименований, в том числе 23 работы иностранных авторов, и списком русских и латинских названий растений, упоминаемых в тексте работы.

Заканчивая рецензию, следует отметить, что работа В. Н. Дохунаева вносит существенный вклад в развитие исследований корневых систем древесных и травянистых растений в условиях мерзлотных почв и открывает новую перспективу для их изучения. В монографии достаточно четко показаны специфика и определяющая роль корневых систем в устойчивости растений на фоне многолетней мерзлоты. Работа имеет большое теоретическое и прикладное значение. Книга хорошо оформлена, легко читается, содержит необходимый иллюстративный материал.

В. Т. Ярмишко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 20 XI 1990

ХРОНИКА

УДК 002.704.31:061.3:581.47
© 1991 г.

II СОВЕЩАНИЕ ПО КАРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

L. I. VAKHTINA. V. G. GRIF. THE SECOND CONFERENCE OF PLANT KARYOLOGY

6—8 сентября 1989 г. в Новосибирске состоялось II совещание по кариологии растений, организованное Центральным сибирским Ботаническим садом СО АН СССР.

В совещании приняли участие более 50 человек из 25 городов Советского Союза, работающих в различных научно-исследовательских институтах, высших учебных заведениях, ботанических садах и других учреждениях. Опубликован сборник тезисов 63 докладов.

На совещании заслушан 31 доклад. Все доклады, а также стендовые сообщения вызвали оживленное и заинтересованное обсуждение.

Доклады отразили основные направления кариологических исследований в нашей стране.

Кариологическое изучение флор отдельных регионов страны было представлено в докладах **Н. С. Пробатовой** с соавторами (Дальний Восток), **А. Ю. Магулаева** (Северный Кавказ), **М. Т. Давлианидзе** (Кавказ), **Р. О. Закировой** (Казахстан), **А. А. Красникова** (Новосибирская обл.). Кариологическому изучению заповедных территорий Белоруссии посвящена работа **С. А. Дмитриевой** и **В. И. Парфенова.**

Наиболее изученной в кариологическом отношении, на уровне чисел хромосом, в настоящее время является флора Дальнего Востока и Сибири, тогда как уровень изученности районов Средней Азии крайне низок. Не проводится и систематическое исследование флоры Кавказа. Отмечено, что слабая материальная база, отсутствие специалистов, экспедиционных поездок, а также координационного центра затрудняют проведение более интенсивных кариологических исследований.

Большая группа докладов посвящена вопросам кариологического изучения отдельных семейств, родов, видов и популяций, при этом рассматривалось эволюционное значение кариотипических различий внутри ряда таксонов. Особое место среди этих докладов занимает исследование древесных растений, которые, «подчиняясь общим закономерностям эволюции кариотипов, обнаруживают и некоторые характерные особенности этого процесса, обусловленные спецификой их биологии» (**Буторина А. К.**).

В докладах **Е. Н. Муратовой, Н. А. Калашник и Л. П. Преснухиной, Т. С. Седельский и Е. Н. Муратовой** представлены данные по кариологическому полиморфизму у хвойных. Отмечается межпопуляционный и видовой полиморфизмы по величине, а иногда и по числу хромосом, по наличию добавочных хромосом, по хромосомным перестройкам. Наиболее часто встречается изменчивость по вторичным перетяжкам хромосом. Детальное изучение большого числа видов хвойных в пределах их ареалов опровергло представление о стабильности их кариотипа.

Ряд докладов и стендов был посвящен внутривидовому полиморфизму у травянистых растений. Применение дифференциального окрашивания хромосом позволяет наблюдать сложную картину различий кариотипов растений из разных популяций (доклады **Е. О. Пуниной, Н. Н. Беляевой, Л. И. Абрамовой**) или, напротив, выявляет видовую специфичность распределения гетерохроматиновых сегментов (**Л. И. Свешникова** «Гетерохроматиновые сегменты хромосом у видов рода Подснежник»).

Закономерности локализации гетерохроматиновых блоков определенной величины по длине хромосомных плеч были использованы в работе **Н. С. Бадаева** и его коллег для разработки основных принципов «хромосомного паспорта» у сортов и форм хлебных злаков, которые могут быть использованы кариологами при исследовании растений разных видов.

Большое внимание участников совещания привлекли доклады, посвященные кариологическому и цитогенетическому изучению культурных растений. Цитогенетический анализ таких культур как пшеница, ячмень, кукуруза, картофель, хлопчатник, а также диких сородичей культурных растений, представленный в целом ряде докладов, может быть использован для решения задач теоретической и практической генетики. В работах использован метод дифференциальных окрасок, пахитенного анализа, воздействия мутагенов на хромосомы и другие современные методы. В докладе **Т. В. Чугунковой** и **Н. С. Давиденко** (докладывала Чугункова) «Анализ кариотипов различных форм сахарной свеклы» представлены данные по дифференциальной окраске прометафазных хромосом. Метод позволил идентифицировать гомологичные пары и составить идиограмму трудного в изучении кариотипа. Анализ особенностей морфологии хромосом позволил выявить неравномерность сокращения различных хромосом кариотипа: наибольшему сокращению в процессе митотического цикла подвержены длинные хромосомы, что может быть связано с наличием значительных эухроматиновых зон на их плечах.

Доклад **Г. А. Похмельных** посвящен результатам исследования с помощью пахитенного анализа хромосом материнских клеток пыльцы сортообразцов кукурузы. Выявленный полиморфизм по расположению и величине гетерохроматиновых участков и наличию В-хромосом у подвида *Zea mays* subsp. *mays* сопряжен с его специализацией к определенным эколого-географическим условиям в процессе эволюции и взаимосвязан, как показали данные автора, с особенностями систем опыления.

Всего лишь в нескольких докладах были разработаны вопросы преобразования кариотипа в процессе эволюции.

С большим интересом выслушан доклад **А. И. Щаповой**, к сожалению, не зафиксированный в сборнике тезисов совещания. В докладе рассматривалась возможность эволюции хромосомного набора на основе одной единственной пары хромосом. Доклад и сама проблема эволюции на клеточном уровне вызвали заинтересованное обсуждение.

В прекрасном докладе **Э. А. Назаровой** рассматривалась кариотипическая эволюция в трибе *Lactuceae* (*Asteraceae*), при этом был приведен материал по 128 видам (28 родам) трибы, что позволило автору сделать ряд выводов об эволюционных преобразованиях кариотипа и направлениях эволюции в трибе на основе структурных перестроек хромосом.

В докладе **М. Г. Васильевой** и **М. Г. Пименова** «Модели эволюции кариотипов в крупных таксонах *Umbelliferae*» (докладывал Пименов) представлены данные о хромосомных числах зонтичных, заимствованные из компьютерного банка данных «Carum», использование которых позволило различить несколько моделей кариотипической изменчивости на уровне рода, выявить некоторые особенности филогении в семействе зонтичных.

Доклад **Н. П. Сердитова** «Автоматизация анализа кариотипа на примере *Ranunculus pallasii* Schlecht.» послужил поводом для обсуждения вопросов терминологии, стандартизации методов обработки данных, что показало неразработанность этих проблем в современной науке и необходимость специального заседания, посвященного таким важным вопросам.

Участники совещания признательны за хорошую организационную работу всем членам оргкомитета, благодарят дирекцию и сотрудников Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР за радушный прием.

В резолюции, принятой совещанием, отмечено недостаточное развитие кариологических исследований в отдельных регионах нашей страны и отсутствие координационного центра, в связи с чем участники совещания обращаются к координационному совету по проблеме «Растительный мир: изучение, охрана и рациональное использование» с просьбой создать секцию по кариологии растений. Для координации работ предложено издавать информационный бюллетень, первый выпуск которого уже вышел в 1990 г.

Учитывая недостаточный уровень современных кариологических исследований и необходимость их расширения, совещание считает необходимым:

а) усилить подготовку кадров по кариологии и кариосистематике путем введения в вузы спецкурсов по кариосистематике растений, проведения всесоюзных школ, теоретических и практических семинаров;
б) усилить кариологическое исследование флор отдельных регионов страны, обратив особое внимание на изучение редких, исчезающих и хозяйственно-ценных растений. Считать необходимым внесение этих данных в издающиеся «Флоры»;
в) развивать работы по цитологии растений и цито-генетическому мониторингу, уделив особое внимание изучению природных охраняемых территорий как наименее подвергающихся антропогенной нагрузке. В дальнейшем эти территории могли бы служить в качестве контрольных при оценке влияния деятельности человека;
г) рекомендовать издание региональных сводок по числам хромосом и кариотаксономических обзоров по отдельным таксонам. Учитывая наиболее полную изученность флоры советского Дальнего Востока, считать целесообразным начать издание региональных сводок с Дальневосточного региона;
д) приступить к разработке положения о Всесоюзном банке кариологических данных флоры СССР;
е) обратить особое внимание на материальное обеспечение этой области исследований (оборудование, приборы, реактивы);
ж) опубликовать информацию о II совещании в «Ботаническом журнале».

III совещание по кариологии растений решено провести в 1992 г. в Ленинграде на базе Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и рассмотреть на нем ряд проблемных вопросов, посвятив им несколько обзорных докладов.

В постоянно действующий Оргкомитет избраны: Н. С. Бадаев (Институт молекулярной биологии им. Энгельгардта АН СССР, Москва), В. Г. Гриф (Ботанический институт АН СССР, Ленинград), М. Т. Давлианидзе (Ботанический институт АН ГрузССР, Тбилиси), А. А. Красников (Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск), Э. А. Назарова (Ботанический институт АН АрмССР, Ереван), М. Г. Пименов (Ботанический сад МГУ, Москва), Н. С. Пробатова (Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, Владивосток).

Л. И. Вахтина, В. Г. Гриф.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 3 V 1990

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31:006.3(47+57)58(470.41)

© 1991 г.

В КАЗАНСКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВБО

E. L. LYUBARSKY, V. I. POLUYANOVA. IN THE KAZAN BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Казанское отделение ВБО и кафедра ботаники Казанского университета 24 ноября 1990 г. провели в Казани торжественное собрание, посвященное 90-летию со дня рождения заслуженного деятеля Татарской АССР, доктора биологических наук, профессора Михаила Васильевича Маркова, много лет руководившего кафедрой ботаники Казанского университета.

С докладами и воспоминаниями о М. В. Маркове выступили его ученики и коллеги. Доклад «Жизнь и деятельность М. В. Маркова» сделала доцент кафедры ботаники Казанского университета **А. С. Казанцева.** Она подробно рассказала о жизненном пути М. В. Маркова. Заведующий кафедрой ботаники Казанского университета **Е. Л. Любарский**, выступивший с докладом «М. В. Марков — геоботаник», рассказал об исследованиях ученого, посвященных изучению лесной, степной и сорной растительности Татарского Закамья, об исследованиях лугов Татарской АССР и Ульяновский обл., об изучении взаимоотношений между растениями, о работах в области экспериментальной геоботаники и агрофитоценологии. Доклад «Развитие идей агрофитоценологии в работах М. В. Маркова» был сделан заведующим кафедрой ботаники Удмуртского университета **В. В. Туганаевым**, который более подробно осветил агрофитоценологические работы М. В. Маркова, его роль в развитии агрофитоценологии в нашей стране. «Педагогическая и учебно-методическая деятельность М. В. Маркова» — тема доклада доцента кафедры ботаники Казанского университета **Т. Н. Добрецовой**. Она поделилась впечатлениями о М. В. Маркове—педагоге, о его лекциях, методических разработках и учебниках.

Затем с воспоминаниями об ученом выступили его ученики и коллеги по работе. Были зачитаны теплые письма учеников М. В. Маркова, присланные в адрес оргкомитета по подготовке собрания.

Участники собрания ознакомились с содержанием большого стенда с многочисленными фотографиями и публикациями М. В. Маркова.

Много добрых и теплых слов было сказано об известном ученом, продолжателе Казанской геоботанической школы, педагоге и человеке Михаиле Васильевиче Маркове.

Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова.

Казанский государственный университет

Получено 13 XII 1990

CONTENTS

Page

Vainshtein E. A. The role of lichen substances in symbiosis 793
Solntzeva M. P. What is the apomixis in flowering plants? 801
Gudkova I. Ya., Borshchenko G. P. The serological study of the *Campanulaceae*. The phylogenetic relations in the tribe *Phyteumateae* 809
Ipatov V. S., Gerasimenko G. G., Trofimetz V. I. Dry pine forests on sand as a single forest type 818
Volotovsky K. A., Chevychelov A. P. Stone-birch forests of Yakutia 831

COMMUNICATIONS 840

Baranova M. V. Bulbous monocarpics and vegetative fewnials in the *Liliaceae* and their formation during ontogeny 840
Poljakova E. N. The biology of seed germination in some species of the *Papaveraceae* and *Hypecoaceae* 849
Vekhov N. V. Hydro- and hydatophytes of the Vorkuta industrial region (the eastern part of the Bolshezemelskaya tundra): the composition and dynamics of migration in natural biotopes . 852
Smirnova O. V., Voznyak R. R., Evstigneyev O. I., Korotkov V. N., Nosach N. Ya., Popadyuk R. V., Samoilenko V. K., Toropova N. A. The population diagnostics and prognosis of development of protected forests (the Kanevsky reservation taken as an example) 860

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 872

Kotukhov Yu. A. The new species of *Stipa* (*Poaceae*) from the Southern Altai 872
Nguyen To Quyen. A new genus and the new species of bamboos (*Poaceae, Bambusoideae*) from Vietnam 874
Averyanov L. V. The system of orchids (*Orchidaceae*) of the Vietnamese flora. The sybfamily *Vandoideae* 880

FLORISTIC FIRNDINGS 896

Geltman D. V. On the new for the flora of the USSR species of the genus *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) 896

METHODS OF THE BOTANICAL RESEARCH 900

Belyayev A. A., Belyayeva N. N. Cytogenetic analysis of chromosomes in *Trillium camschatcense* (*Trilliaceae*) 900

CHROMOSOME NUMBERS 903

Krasnikov A. A., Gontar E. M., Seliverstova N. Yu. Chromosome numbers in *Polemonium caeruleum* (*Polemoniaceae*) from Siberia 903
Safonova I. N. Chromosome numbers in some species of the family *Papaveraceae* 904
Friesen N. V. Chromosome numbers in members of the *Ranunculaceae* family from Siberia . . . 905

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 908

Porutsky G. V. *V. D. Roshchina, V. V. Roshchina.* The secretory function of higher plants. 1989 . 908
Mirkin B. M., Must N. M. *V. A. Martynenko.* The floristic composition of the natural grasslands of the North-East of Europe. 1989 911
Yarmishko V. T. *V. N. Dokhunayev.* The root system of plants in frozen soils of Yakutia. 1988 913

CHRONICLE 916

Vakhtina L. I., Grif V. G. The Second Conference on Plant Karyology 916

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 919

Lyubarsky E. L., Poluyanova V. I. In the Kazan branch of the All-Union Botanical Society . . . 919

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Вайнштейн Е. А. Роль лишайниковых веществ в симбиозе 793

Солнцева М. П. Что же такое апомиксис у цветковых растений? 801

Гудкова И. Я., Борщенко Г. П. Серологическое исследование сем. *Campanulaceae*. Филогенетические связи в трибе *Phyteumateae* 809

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса 818

Волотовский К. А., Чевычелов А. П. Каменноберезовые леса Якутии 831

СООБЩЕНИЯ 840

Баранова М. В. Луковичные монокарпики и вегетативные малолетники в сем. *Liliaceae* и их формирование в онтогенезе 840

Полякова Е. Н. Биология прорастания семян некоторых видов семейств *Papaveraceae* и *Hypecoaceae* 849

Вехов Н. В. Гидро- и гидатофиты Воркутинского промышленного района (восток Большеземельской тундры): состав и динамика расселения в естественных биотопах 852

Смирнова О. В., Возняк Р. Р., Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Носач Н. Я., Попадюк Р. В., Самойленко В. К., Торопова Н. А. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) 860

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 872

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Stipa* (*Poaceae*) из Южного Алтая 872

Нгуен То Куен. Новый род и новые виды бамбуков (*Poaceae, Bambusoideae*) из Вьетнама 874

Аверьянов Л. В. Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Vandoideae* 880

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 896

Гельтман Д. В. О двух новых для флоры СССР видах рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) . . . 896

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 900

Беляев А. А., Беляева Н. Н. Цитогенетический анализ хромосом *Trillium camschatcense* (*Trilliaceae*) 900

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 903

Красников А. А., Гонтарь Э. М., Селиверстова Н. Ю. Числа хромосом *Polemonium caeruleum* (*Polemoniaceae*) из Сибири 903

Сафонова И. Н. Числа хромосом некоторых видов семейства *Papaveraceae* 904

Фризен Н. В. Числа хромосом представителей семейства *Ranunculaceae* из Сибири . . . 905

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 908

Поруцкий Г. В. *В. Д. Рощина, В. В. Рощина.* Выделительная функция высших растений. 1989. 908

Миркин Б. М., Муст Н. М. *В. А. Мартыненко.* Флористический состав кормовых угодий европейского Северо-Востока. 1989 911

Ярмишко В. Т. *В. Н. Дохунаев.* Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. 1988 913

ХРОНИКА 916

Вахтина Л. И., Гриф В. Г. II совещание по кариологии растений 916

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 919

Любарский Е. Л., Полуянова В. И. В Казанском отделении ВБО 919

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 6. 793—920.